PERIODICAL
Int'l Revue der Gesamten Hydro.
44(3)
R & B
44(3)

INTERNATIONALE REVUE DER GESAMTEN HYDROBIOLOGIE

LIBRARY
OCT 0 1960
FISH & WILDLIFE SERVICE

Begründet von R. Woltereck

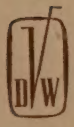
HERAUSGEGEBEN VON

Hubert Caspers, Hamburg · Fritz Gessner, München
Arno Wetzel, Leipzig

UNTER MITARBEIT VON

P. Bourrelly, Paris · V. Brehm, Lunz · B. Fott, Prag · D. G. Frey, Bloomington
H. Luther, Helsinki · R. Margalef, Barcelona · C. H. Mortimer, Millport
H. Oka, Tokio · W. Rodhe, Upsala · W. Schäperclaus, Berlin
V. Tonolli, Pallanza · L. Zenkevitch, Moskau

BAND 44 · HEFT 3
1959



VEB DEUTSCHER VERLAG DER WISSENSCHAFTEN · BERLIN

INHALTSVERZEICHNIS HEFT 3:

JOACHIM MÜNZING: Biologie, Variabilität und Genetik von *Gasterosteus aculeatus* L. (PISCES). Untersuchungen im Elbegebiet 317

ERNST PALMÉN and BERNHARD LINDEBERG: The marine midge, *Clunio marinus* HAL. (Dipt., Chironomidae) found in brackish water in the Northern Baltic 383

FRITZ SCHROLL: Zur Ernährungsbiologie der steirischen Ammocöten *Lampetra planeri* (BLOCH) und *Eudontomyzon danfordi* (REGAN) 395

WERNER LADIGES: Beiträge zur Kenntnis der Cichliden des Tanganjika-Sees I 431

EVA-MARIA BURSCHE: Untersuchungen über den Detritusgehalt in Seen und Flüssen . . 439

G. H. SCHWABE: Biometrische Daten zur Schale von *Concholepas concholepas* (BRUGIÈRE) (Moll., Muricidae) an der chilenischen Küste und ihr ökologischer Indikatorwert . . 449

SEB. A. GERLACH: Neue Meeres-Nematoden aus dem Supralitoral der deutschen Küsten 463

Buchbesprechungen 469

Heft 4 wird folgende Arbeiten enthalten:

THEODOR SCHRÄDER: Zur Limnologie und Abwasserbiologie von Talsperren. — Obere Saale, Thüringen

B. G. BOGOROV: On the standardisation of marine plankton investigations

ANTE ERCEGOVIĆ: Le facteurs de Seléction et d'Isolement dans la génèse de quelques espèces d'alques adriatiques.

Die „Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie" veröffentlicht Originalarbeiten aus allen Zweigen der Hydrobiologie.

Redaktion und Verlag:
VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin W 8, Niederwallstraße 39.
Alle Rechte vorbehalten. Nachdruck, auch auszugsweise, ist nur mit Genehmigung des Verlages gestattet. Veröffentlicht unter der Lizenznummer 5431 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik.
Herstellung durch den VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften Berlin.
Satz und Druck: Druckerei „Magnus Poser" Jena.

Erscheinungsweise:
Von der Zeitschrift erscheint jährlich 1 Band in 4 Heften, Umfang je Heft etwa 160 Seiten, Preis je Band DM 120,—, Preis je Heft DM 30,—.

Bezugsmöglichkeiten:
Im Gebiet der Deutschen Demokratischen Republik einschließlich des demokratischen Sektors von Groß-Berlin ist die Zeitschrift durch den Buchhandel zu beziehen.
Im Gebiet der Deutschen Bundesrepublik und der Westsektoren von Berlin ist die Zeitschrift durch den Buchhandel oder direkt durch die Firmen „Kunst und Wissen", Inh. E. Bieber, Stuttgart S, Wilhelmstraße 4, KAWE, Kommissionsbuchhandlung GmbH, Berlin-Charlottenburg 2, Jebensstraße, und „Helios-Literatur-Vertriebs-GmbH", Berlin-Borsigwalde, Eichborndamm 141—167, zu beziehen.
Bestellungen aus dem Ausland werden direkt an den VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin W 8, Niederwallstraße 39, erbeten.

Joachim Münzing

BIOLOGIE, VARIABILITÄT UND GENETIK VON *GASTEROSTEUS ACULEATUS* L. (Pisces) UNTERSUCHUNGEN IM ELBEGEBIET[1])

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung 318
II. Verbreitung 320
1. Allgemeine Verbreitung 320
2. Europäische Verbreitung 321
III. Kurze Revision der Systematik von *Gasterosteus aculeatus* L. 321
1. Synonymik 321
2. Europa 324
3. Nordamerika-Atlantikküste 324
4. Nordamerika-Pazifikküste 325
5. Zusammenfassung 325
IV. Methodik 326
V. Liste der Stationen 328
VI. Kurze Charakteristik der Biotope im Gebiet der Unterelbe 329
VII. Standardlänge in den Populationen 329
VIII. Alter und Wachstum 332
1. Bestimmung von Alter und Wachstum auf Grund der Längenzusammensetzung der Proben 332
a) Wanderform (Mischpopulationen) 333
b) Stationäre Süßwasserform (*leiurus*-Populationen) 334
2. Die Altersbestimmung nach den Otolithen 336
a) Wanderform 336
b) Stationäre Süßwasserform 337
3. Vergleich der Wachstumsverhältnisse in den Populationen 337
IX. Wanderungen 339
1. Die jahreszeitliche Verteilung der Wanderform im Gebiet 339
2. Einwanderung der adulten Tiere ins Brack- und Süßwasser der Unterelbe . . 340
3. Abwanderung der adulten, abgelaichten Fische 341
4. Abwanderung der Jungfische aus dem Süß- und Brackwasser ins Meer . . . 341
5. Neukonstituierung der Fortpflanzungsgemeinschaften im Frühjahr 343
X. Variabilität der meristischen Merkmale 343
1. Wirbelzahl 343
2. Strahlenzahl in D_2 und A_2 344
XI. Die Variabilität der Knochenbeschilderung 345
1. Mischpopulationen 345
2. *leiurus*-Populationen 350
3. Beschilderung und Einwanderung ins Süßwasser bei den Mischpopulationen der Deutschen Bucht 351

[1]) Inauguraldissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Hamburg. Eingereicht am 3. Dezember 1958.

XII. Die geographische Verbreitung der drei Beschilderungsformen *trachurus*, *semiarmatus und leiurus* 352
1. *trachurus*-Populationen 353
2. Mischpopulationen 354
3. *leiurus*-Populationen 354
a) Gesamtverbreitung 354
b) Mittelmeergebiet 355
c) West- und Mitteleuropa 355
d) Nördliche Regionen 356
e) Die Isolation vom Meer 356
XIII. Die Kreuzungen zwischen den drei Beschilderungsformen *trachurus*, *semiarmatus* und *leiurus* 358
1. Methodik 358
2. Die Ergebnisse der Kreuzungsexperimente 360
3. Interpretation der Ergebnisse 362
XIV. Die glaziale und postglaziale Verbreitungsgeschichte von *Gasterosteus aculeatus* L. in Europa 364
1. Südeuropa, Mittelmeerküsten 364
2. Nord- und Ostsee 365
a) Nordsee 365
b) Ostsee 365
3. Schwarzes Meer 366
4. Interpretation der heutigen Verbreitungsverhältnisse als Ergebnis der postglazialen Ausbreitungsgeschichte 367
XV. Zusammenfassung 370
1. Populationsstatistische Untersuchungen 370
2. Kreuzungen zwischen den drei Beschilderungsformen 370
3. Geographische Verbreitung der drei Beschilderungsformen und deren postglaziale Ausbreitungsgeschichte 371
Literatur 371
Anhang: Statistische Tabellen 374

I. EINLEITUNG

Der Dreistachlige Stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.) gehört zu den Fischarten, die wirtschaftlich gar nicht oder nur in sehr bescheidenem Umfang genutzt werden. Dies mag einer der Gründe sein, weshalb die Kenntnis dieses häufigen und allgemein bekannten Vertreters unserer Fischfauna in mancher Hinsicht recht mangelhaft ist. Eine Ausnahme bildet allerdings die gesamte Fortpflanzungsbiologie, welche durch zahlreiche Arbeiten als gut erforscht gelten kann (Leiner 1929, 1930, 1931, 1934; Wunder 1930; Craig-Bennett 1931; Tinbergen 1952; van Jersel 1953; Baggerman 1957) und deshalb nicht Gegenstand der vorliegenden Untersuchung war.

Wie die übrigen Vertreter aus der Familie der Gasterosteidae hat auch *Gasterosteus aculeatus* keine Schuppen. Es sind aber an den Körperseiten in wechselnder Zahl Knochenschilder ausgebildet. Diese entstehen in der oberen Coriumschicht und lassen im vollentwickelten Zustand ein Netz von senkrechten und waagerechten Knochenlamellen erkennen (Abb. 1).

Im Laufe der Ontogenese entstehen die ersten Schilder nahe am Kopf in der Region der Pectoralen (bei einer Länge des Fischchens von etwa 13 mm), dann entwickeln sich einige in der Schwanzgegend und von diesen Zentren aus die übrigen. Die Neigung zur Rückbildung der Schilder ist am größten für die in der ontogenetischen Entwicklung zuletzt, am kleinsten für die zuerst angelegten (Roth 1920). Bei einer Länge von etwa 30 mm sind alle Schilder vollständig ausgebildet (Heuts 1944b).

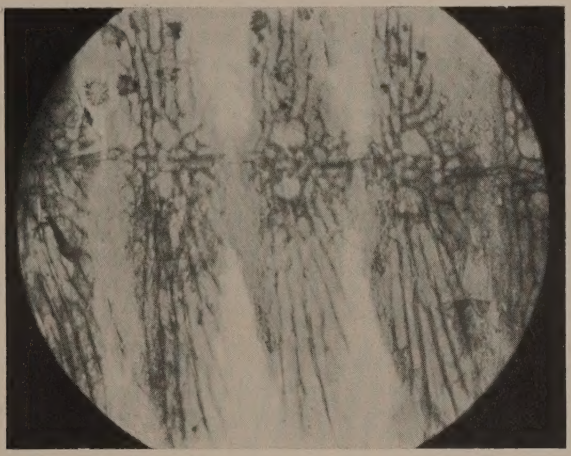


Abb. 1. Knochenschilder aus der mittleren Körperregion eines etwa 4 cm großen Stichlings. Kurz oberhalb der waagerechten Mittellinie des Bildes sind die Durchtrittsstellen für die Sinnesknospen des Seitenlinienorgans zu erkennen. Vergr. 20fach.

Man hat beim Stichling nach der Ausbildung der seitlichen Hautpanzerung mit Knochenschildern die Formen *trachurus*, *semiarmatus* und *leiurus* (= *gymnurus*) unterschieden, welche von Cuvier und Valenciennes, Yarrel, Blanchard, Schinz, Heckel und Kner, Günther, Steindachner u. a. noch als eigene Arten angesehen wurden, in Wirklichkeit jedoch nur verschieden beschilderte Rassen bzw. Formen derselben Art sind. Abb. 2 zeigt je einen typischen Vertreter der drei Formen.

Mit der Biologie (speziell ökologischen und genetischen Fragen) und der Verbreitung dieser Formen, insbesondere im Gebiet der Unterelbe, befaßt sich die vorliegende Arbeit, wobei u. a. auf die variationsstatistische Untersuchung eng umschriebener, in sich panmiktischer Populationen Wert gelegt wurde. Dabei lag es nahe, im Rahmen der Problemstellung der Arbeit auch Fragen der gesamteuropäischen Verbreitung und der postglazialen Ausbreitungsgeschichte zur Diskussion zu stellen. Ferner ist ein Kapitel eingefügt, welches eine kurze Revision der Systematik geben soll.

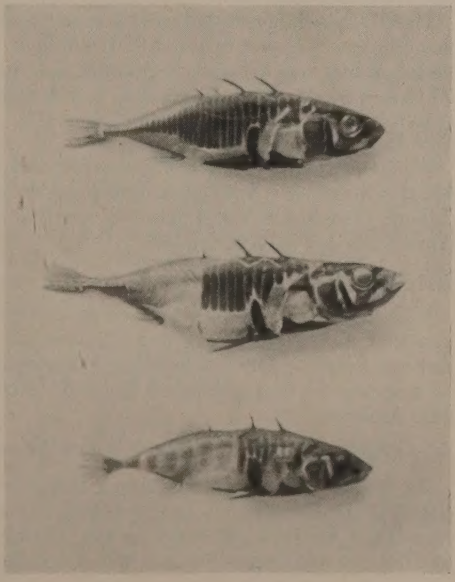


Abb. 2. Typen verschiedener Beschilderung von *Gasterosteus aculeatus*. Oben: *trachurus*; Mitte: *semiarmatus*; unten: *leiurus* (= *gymnurus*).

1925 erschien eine umfangreiche Arbeit von BERTIN über die Gasterosteiden. Dieser Autor vertritt hier, seiner lamarckistischen Konzeption entsprechend, die These einer genetischen Gleichartigkeit aller europäischen Populationen der Art *Gasterosteus aculeatus* von Norwegen bis Süditalien und Algier und behauptet außerdem die morphologische Abwandlung in der Form der Beschilderung durch die direkte Einwirkung der Umwelt in den jeweiligen Lokalitäten.

Die Unhaltbarkeit dieser Auffassungen ist von HEUTS (1947a), welcher detaillierte biometrische Untersuchungen an belgischen Populationen von *Gasterosteus aculeatus* vornahm, hinlänglich bewiesen, so daß hier zwecks Vermeidung von Wiederholungen, was die Kritik von BERTIN betrifft, auf die zitierte Arbeit von HEUTS verwiesen sei.

Nichtsdestoweniger muß es als bleibendes Verdienst BERTINS angesehen werden, mit seiner Arbeit, wenn auch unbewußt, den ersten Anstoß zu einer Diskussion der geographischen Verbreitung der Stichlingsrassen und ihrer Populationsgenetik gegeben zu haben.

Einen Beitrag zu dieser Frage zu geben, möchte die vorliegende Arbeit versuchen, für deren Anregung und beständige Unterstützung, insbesondere durch die großzügige Überlassung der für die Kreuzungsexperimente notwendigen Aquarien, ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. C. KOSSWIG, an dieser Stelle herzlich danke.

II. VERBREITUNG

Im Hinblick auf die in den einzelnen Kapiteln der Arbeit auftretenden Fragen, insbesondere der Ausbreitungsgeschichte der Art, erwies es sich als zweckdienlich, die in der bisherigen Literatur ziemlich verstreuten Angaben über die Verbreitung von *Gasterosteus aculeatus* kurz zusammenfassend darzustellen. (Im wesentlichen nach BERG 1932, DUNCKER 1935 und THIENEMANN 1925.)

1. Allgemeine Verbreitung

Der Dreistachlige Stichling ist in seinen verschiedenen Formen in der kalten und gemäßigten Zone der nördlichen Halbkugel verbreitet, jedoch innerhalb dieses Gebietes keineswegs überall vorhanden, in natürlicher Verbreitung nirgendwo über 700 km von der nächstliegenden Küste entfernt (BERTIN 1925).

Europa:

Vom Schwarzen Meer, von Süditalien und von der Iberischen Halbinsel nordwärts bis zur Nordküste Norwegens und zum Weißen Meer bis Nowaja Semlja, ferner in Island; europäische Ostgrenze von der Dwina bis zum Dnepr und der Krim, unter Ausschluß des Wolgagebietes.

Asien:

Von Japan (35° N) und Korea an nordwärts über die Kurilen bis Kamtschatka und von hier aus ostwärts auf den Aleuten und einigen Inseln des zentralen Beringmeeres. Fehlt in der Petschora und sämtlichen Zuflüssen des Eismeeres in Sibirien — holarktische Disjunktion als Folge der Eiszeiten! —, ebenso im Gebiet des Kaspi- und Aralsees.

Nordamerika:

An der Westküste von der Alaska-Halbinsel südwärts bis zur Nordgrenze Mexikos (Rio Tia Juana, 32° N), an der Ostküste von Neufundland südwärts bis Cap Hatteras (35° N). In Grönland an der Westküste bei 70° N (Ritenbenk, Godhavn) und an der Ostküste (Stausee bei Angmaksalik).

2. Europäische Verbreitung

Norwegische Küsten. In Schweden von der Lappmark (Luleaelf) an südwärts. Fast überall in Westrußland, Ladoga- und Onega-See, Baltikum, norddeutsche Tiefebene mit Ausnahme der Mittelgebirge; ferner Dänemark und den Niederlanden. England und Irland, Hebriden, Orkneys, Shetlands und Färöer, im schottischen Hochland und Wales dagegen fehlend. In Frankreich weit verbreitet, fehlt in den Hochplateaus im Süden und Nordwesten, außerdem in den Ardennen und Vogesen.

Im Rhein aufwärts bis Basel; fehlt in der Schweiz und im gesamten Alpengebiet. Im Neuenburger und Genfer See sowie im oberen Rhonetal bei Sierre in isolierten Vorkommen, jedoch aller Wahrscheinlichkeit nach nur eingeschleppt.

Im gesamten Donausystem, das Delta ausgenommen, ursprünglich fehlend, neuerdings an einigen Stellen eingeschleppt (Altarme der Isar, Dachauer Moos). Fehlt ebenso im Quellgebiet von Elbe, Oder und Weichsel.

Im eigentlichen Mittelmeer noch niemals gefangen, nachgewiesen jedoch an den Küsten des Schwarzen und Asowschen Meeres (Don- und Kubanmündung) und im Stromgebiet des unteren Dnepr und Pripet (Jassoldagebiet, Polen), ferner im Süßwasser des nordwestlichen Anatolien (Izniksee, Kosswig 1954), an der südwestanatolischen Mittelmeerküste (Kosswig 1956) und in Syrien (Küstennähe, Gruvel 1931).

In Italien ziemlich weit, aber nur sporadisch verbreitet; nachgewiesen auf Sardinien, fehlt dagegen auf Korsika und Sizilien. Auf der Iberischen Halbinsel bisher nur von einigen küstennahen Fundorten Spaniens und Portugals bekannt. In Nordafrika in der Mitidjaebene südlich der Stadt Algier.

Die Abwesenheit von *Gasterosteus aculeatus* in den montanen Regionen ist nach Bertin die Folge der zu hohen Strömungsgeschwindigkeit der dortigen Gewässer. Die Temperatur kann hier infolge der Eurythermie des Stichlings kein limitierender Faktor sein. Nach Bertin könnte auch die Calciumionenkonzentration kein begrenzender Faktor sein, da ja viele Süßwasserkrebse vorkämen, die viel Ca zum Aufbau der Schale benötigten.

Nach Heuts ist dieses kein Argument: es sei immerhin möglich, daß die Minimumkonzentration, bei der die Krebse Ca-Ionen absorbieren, sehr niedrig liegt, niedriger als sie z. B. für die Permeabilität des Stichlings von Belang sein könnte. Die montanen Regionen, die Bertin anführt (Alpen, Pyrenäen, südfranzösisches Zentralmassiv, Ardennen, Vogesen u. a.), sind kalkarme Ursprungsgesteine, die wenig Ca-Ionen an die Wasserläufe abgeben und dadurch das Vorkommen des Stichlings unmöglich machen (nicht erreichte Ca-Minimumkonzentration).

Aus Versuchen von Heuts (1944a) geht hervor, daß das Calcium, selbst in geringen Konzentrationen, die Permeabilität des Stichlings merklich vermindert, also das Vermögen, die Chlorionen im Körper zurückzuhalten, steigert. Ein allzu großer Cl-Ionen-Verlust aus dem Körper des Fisches wird so vermieden, wenn z. B. die Chlorionenkonzentration im äußeren Milieu etwa 0 ist. Diese Verhältnisse gelten besonders für die Zeit der Fortpflanzung.

III. KURZE REVISION DER SYSTEMATIK VON *GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.

1. Synonymik

Für die systematischen Überlegungen sind folgende Charaktere weniger verwendbar:

a) Metrische Verhältniszahlen,
b) Pigmentierungsgrad,
c) Länge und Form der Stacheln,
d) Größe,
e) Wirbelzahl, Strahlenzahl der Flossen.

Davon sind b) bis e) schon seit langem als in starkem Maße von der Gesamtheit der Umweltfaktoren abhängig erwiesen, a) ist zudem in größerem Maße altersabhängig.

Eine Verwertung obiger Merkmale in der Hoffnung, sie könnten zur systematischen Kennzeichnung beitragen, muß daher, schon angesichts der mannigfachen Kombinationsmöglichkeiten der sie hervorrufenden Bedingungen, von vornherein als ein aussichtsloses Unterfangen angesehen werden.

Entsprechend der mehr oder weniger großen Wandlungsfähigkeit im Phänotyp dieser Art an den einzelnen Fundorten der Holarktis ist die Systematik während vieler Jahrzehnte durchaus verworren gewesen. Es sind eine Unzahl von Namen verteilt worden, von denen sich fast alle im Laufe der fortschreitenden Einsicht in die verwickelten Verhältnisse als Synonyma erwiesen haben, da überall dieselbe Art gemeint ist, in vielen Fällen sogar dieselben Formen, Rassen oder Ökotypen (je nach Sachlage erscheint bald der eine, bald der andere Ausdruck kennzeichnender). Im folgenden wird eine Liste der seit Linné (*G. aculeatus*) verteilten Namen nebst Autor, Jahreszahl und Fundort gegeben, jeweils mit dem Zusatz, um welchen Typ der Beschilderung es sich handelt.

Europa

1. *G. trachurus*	Cuv. und Val.	1829	Nordwesteuropa	*trachurus*
2. *G. leiurus* (= *gymnurus*)	Cuv. und Val.	1829	Paris; La Rochelle	*leiurus*
3. *G. semiarmatus*	Cuv. und Val.	1829	Abbeville	*semiarmatus*
4. *G. semiloricatus*	Cuv. und Val.	1829	Le Havre	*semiarmatus*
5. *G. argyropomus*	Cuv. und Val.	1829	Florenz	*leiurus*
6. *G. brachycentrus*	Cuv. und Val.	1829	Florenz	*leiurus*
7. *G. tetracanthus*	Cuv. und Val.	1829	Florenz	*leiurus*
8. *G. spinulosus*	Jenyns	1835	Edinburg	*leiurus*
9. *G. quadrispinosa*	Crespon	1844	Nimes	*leiurus*
10. *G. nemausensis*	Crespon	1844	Nimes	*leiurus*
11. *G. ponticus*	Nordmann	1840	Schwarzes Meer	*trachurus*
12. *G. biarmatus*	Nordmann	1840	Krim	*trachurus*
13. *G. neustrianus*	Blanchard	1866	Neustrien	*semiarmatus*
14. *G. bailloni*	Blanchard	1866	Abbeville	*leiurus*
15. *G. argentatissimus*	Blanchard	1866	Avignon, la Sorgue	*leiurus*
16. *G. elegans*	Blanchard	1866	Toulouse, la Garonne	*leiurus*
17. *G. algeriensis*	Sauvage	1874	Algier	*leiurus*
18. *G. hologymnus*	Regan	1909	Rom	*leiurus*

Nordamerika, atlantische Seite

19. *G. bispinosus*	Walbaum	1792	Küste von Maine	*trachurus*
20. *G. noveboracensis*	Cuv. und Val.	1829	New York	*trachurus*
21. *G. niger*	Cuv. und Val.	1928	Neufundland	*trachurus*
22. *G. biaculeatus*	Cuv. und Val.	1829	Neufundland	*leiurus*
23. *G. loricatus*	Reinhardt	1838	Grönland	*trachurus*
24. *G. dimidiatus*	Reinhardt	1838	Grönland	?
25. *G. biaculeatus*	Dekay	1842	New York	*trachurus*
26. *G. cuvieri*	Girard	1849	Labrador	*semiarmatus*
27. *G. wheatlandi*	Putnam	1866	Nahant, Massachus.	*leiurus — semiarmatus*
28. *G. atkinsi*	Bean	1879	Schoodic Lake, Maine	*semiarmatus*
29. *G. supposítus*	Sauvage	1874	New York	?
30. *G. islandicus*	Sauvage	1874	Island	*leiurus*
31. *G. gladiunculus*	Kendall	1895	Küste von Maine	*leiurus — semiarmatus*

Nordamerika, pazifische Seite

32. *G. cataphractus*	Pallas	1811	Kamtschatka	*trachurus*
33. *G. insculptus*	Richardson	1855	arktische Regionen	*trachurus*
34. *G. williamsoni*	Girard	1854	Californien	*leiurus*
35. *G. microcephalus*	Girard	1854	Californien	*trachurus — semiarmatus*
36. *G. plebeius*	Girard	1854	Californien	*leiurus*
37. *G. inopinatus*	Girard	1854	Californien	*leiurus*
38. *G. serratus*	Ayres	1855	Californien	*trachurus*
39. *G. intermedius*	Girard	1856	Cape Flattery, Washington	*trachurus*
40. *G. pugetti*	Girard	1856	Puget Sound, Calif.	*leiurus*
41. *G. santae-annae*	Regan	1909	Santa-Anna R. Cal.	*leiurus*
42. *G. japonicus*	Franz	1910	Japan	*leiurus*

Da von den meisten Fundorten nur wenige Tiere, manchmal nur ein Exemplar, in die Museen gelangt sind, repräsentieren diese Stücke in ihren morphologischen Merkmalen durchaus nicht immer die typischen Vertreter der jeweiligen Fundorte. Die Auffassung der verschiedenen Populationen einer Art als dynamische Einheiten, aufgebaut auf der genotypischen und phänotypischen (also morphologischen) Variabilität der sie zusammensetzenden Individuen, hat sich in der Systematik erst relativ spät durchgesetzt. Die Periode der Hauptsammeltätigkeit, was *G. aculeatus* betrifft, liegt jedoch vor diesem Zeitpunkt, und daher resultiert zum Teil auch die geringe Individuenzahl in den Museen.

Die Aufstellung einer derart hohen Zahl verschiedener Arten ist dann im Laufe der Jahre des öfteren kritisiert worden (u. a. von Thompson 1841, Canestrini 1865, Géhin 1868, Bonizzi 1869, Heincke 1883, Rutter 1896 und Smitt 1895; Originalliteratur s. Bertin 1925) und hat auch allmählich eine fortschreitende Reduktion erfahren.

Bereits 1859 wurden von Günther folgende Nummern der Liste in ihrem Rang als eigene Arten angezweifelt, zum Teil infolge recht spärlicher Belege: 2, 3, 4, 20, 21, 23, 24, 25, 35—40.

Auf Grund eingehender Studien am Material von *Gasterosteus aculeatus* aus dem „British Museum" kam Regan dann 1909 zu dem Schluß: „After examination of a large number of specimens, representing all the nominal species which have been described, I have arrived at the conclusion that the greater part of the area of the genus is occupied by a single species, *G. aculeatus*, which is very variable."

Als Synonyma von *G. aculeatus* konstatierte Regan alle bis zu dem damaligen Zeitpunkt (1909) beschriebenen „species" mit Ausnahme von *G. algeriensis* Sauvage, fügte allerdings zwei neue Arten, nämlich *G. hologymnus* (Fundort Rom) und *G. santae-annae* (Fundort Santa-Anna-River, Californien) hinzu. Er unterschied also außer *G. aculaetus*:

1. *G. algeriensis* Sauvage; 2 bis 3 Knochenschilder; Algier.
2. *G. hologymnus* Regan; Körper nackt; Rom.
3. *G. santae-annae* Regan; Körper nackt; Santa-Anna-River, Californien.

Als Typen haben Regan dabei nur wenige Exemplare vorgelegen. Wir werden im folgenden zeigen, daß auf Grund umfangreicheren Materials von den betreffenden Fundorten die Abtrennung selbst dieser Arten als nicht mehr gerechtfertigt erscheint. Dabei betrachten wir im folgenden zunächst *G. algeriensis* und *G. hologymnus* und kommen auf *G. santa-annae* im Abschnitt 3 zurück.

2. Europa

Aus dem Material BERTINS (1925) geht eindeutig hervor:

1. Die Variabilität der Knochenschilder bei der „Art" *Gasterosteus algeriensis* liegt durchaus in dem Rahmen, wie er für die *leiurus*-Form der südlichen Breiten Europas üblich ist:

Schilderzahl	0	1	2	3	4	m = 2,20
Individuen	3	5	32	17	4	

2. Nach den Tabellen BERTINS (pp. 180 bis 181) kommen Vertreter des *hologymnus*-Typs nicht etwa nur bei Rom, sondern z. B. auch bei Neapel, Algier und in Südfrankreich vor, und zwar stets, wie auch in Rom, in der Minderzahl! Die Form *hologymnus* stellt durchaus keine selbständige Art, sondern nur die äußerste Grenze der Variation innerhalb der *leiurus*-Form dar, Schilderzahl = 0.

Als weitere Kriterien für die Abtrennung von *G. algeriensis* und *G. hologymnus* führt REGAN unterschiedliche Körperproportionen an, z. B. bei *hologymnus* die verlängerte Schnauze in der Population bei Rom als einen Hauptgrund, welcher ihn bewogen hätte, diese Form als eigene Art abzutrennen.

Da sich erwiesenermaßen Körperproportionen bis zu einem gewissen Grade als umweltabhängig erweisen, noch dazu als in hohem Maße vom Alter abhängig, darüber hinaus nur wenige Exemplare (nämlich 5 *hologymnus*) REGAN vorgelegen haben, läßt sich nach unserer Ansicht seine Auffassung dieser Formen als eigene Arten nicht aufrechterhalten, und wir gliedern daher auch sie in die Gruppe der *leiurus*-Form ein.

3. Nordamerika — Atlantikküste

Ein Blick auf die Synonymliste (Nr. 19 bis 31) zeigt, daß auch hier eine außerordentliche Vielfalt der Namengebung geherrscht hat.

Den ersten Schritt zur Klärung der Situation unternahmen JORDAN und EVERMANN (1896). Von der nordamerikanischen Atlantikküste wird als einzige Art nur noch *G. bispinosus* angeführt, und zwar als vollbeschilderte, marine Form, ferner als deren nur teilweise beschilderte Süßwasservarietäten *atkinsi*, *cuvieri*, *wheatlandi*.

Die Autoren betonen aber selbst die geringen Unterschiede gegenüber *G. aculeatus* und geben der Vermutung Ausdruck, daß *G. bispinosus* zusammen mit dem *G. cataphractus* der Pazifikküste nur eine Unterart von *G. aculeatus* sei.

1929 unternahm dann HUBBS in einer kürzeren Arbeit eine kritische Sichtung der historischen Entwicklung der Namengebung bei der Gattung *Gasterosteus* für die nordamerikanische Atlantikküste und kam zu folgendem Ergebnis:

Mit Ausnahme von *G. biaculeatus* CUV. u. VAL. (1829) Liste Nr. 22,
G. wheatlandi PUTNAM (1866) Liste Nr. 27,
G. gladiunculus KENDALL (1895) Liste Nr. 31
gehören sämtliche in der Liste unter den Nummern 19 bis 31 angeführten Formen der Art *G. aculeatus* an, wobei es sich teilweise um marine Vertreter, andererseits um Süßwasserformen handelt.

Auf Grund bestimmter, deutlich unterscheidbarer morphologischer Besonderheiten trennt HUBBS die oben angeführten Nummern der Liste, welche sich als Synonyma herausgestellt haben, von den übrigen ab und vereinigt sie in der eigenen Art *G. wheatlandi* PUTNAM; er schlägt sogar vor, eine eigene Gattung zu bilden und spricht dann von *Gladiunculus wheatlandi* (PUTNAM).

Es handelt sich bei dieser Art um eine rein marine Form, die keine Vertreter ins Süßwasser entsendet und im Gegensatz zu den marinen Formen von *G. aculeatus*

keine vollbeschilderten Exemplare (etwa dem *trachurus* entsprechend) aufweist: etwa vom dritten Rückenstachel an ist der Rumpf dieser Art völlig unbeschildert. Die Art ist beschränkt auf die Küstengewässer von Neufundland bis zum südlichen Massachusetts.

Zusammenfassend können wir sagen, daß an der nordamerikanischen Atlantikküste 2 Arten der Gattung *Gasterosteus* vorkommen:

1. *G. aculeatus* L. mit Vertretern im Meer und im Süßwasser.
2. *G. wheatlandi* (PUTNAM) nur im Meer an der Küste.

4. Nordamerika — Pazifikküste

Auch die vielfältige Nomenklatur dieser Gebiete hat dasselbe Schicksal gehabt, wie schon in 2 und 3 für die dortigen „Arten" beschrieben. In erster Linie zu nennen ist hier *G. cataphractus* PALLAS, praktisch vollkommen auf das Meer beschränkt und in einem ausgedehnten Verbreitungsgebiet von San Francisco über Alaska und Kamtschatka bis Japan längs der Küsten vorkommend.

Schon JORDAN und EVERMANN (1896), die *G. cataphractus* noch als eigene Art anführen, äußerten die Ansicht, daß diese Form gemeinsam mit dem *G. bispinosus* als geographische subspecies der Art *G. aculeatus* anzuschließen sei. Die morphologischen Unterschiede sind in der Tat so geringfügig, daß der Rang einer subspecies wirklich das Äußerste zu sein scheint, was man dieser Form zugestehen kann, welche, ohne Zweifel präglazial von *G. aculeatus* nicht trennbar, mit diesem zirkumpolar verbreitet gewesen ist, bevor infolge der Eiszeiten in Sibirien die große holarktische Disjunktion entstand.

Die ursprünglich als getrennte Arten aufgestellten *G. williamsoni* GIRARD und *G. microcephalus* GIRARD werden von JORDAN und EVERMANN (l. c.) und RUTTER (1896) bereits als Unterarten *williamsoni* und *microcephalus* der Art *G. williamsoni* aufgefaßt; *microcephalus* vorzugsweise im Süßwasser küstennaher Flüsse, *williamsoni* dagegen ausschließlich weiter landeinwärts vorkommend. Ganz ohne Zweifel leitet sich die Gruppe *williamsoni-microcephalus* von der Meeresform *cataphractus* her, die artliche Abtrennung, von JORDAN und EVERMANN und von RUTTER noch vertreten, ist in neuerer Zeit immer mehr aufgegeben worden (s. auch HUBBS 1929). Eine genetische Verschiedenheit wird allerdings von keiner Seite geleugnet, eine solche ist ja auch zwischen den europäischen Vertretern von *G. aculeatus* aus dem Meer und dem Süßwasser erwiesen. Ob von einer fest umschriebenen Unterart *G. aculeatus williamsoni* gesprochen werden kann, muß vorerst unentschieden bleiben.

Noch ein Wort zu der von REGAN (1909) aufgestellten „Art" *G. santae-annae*: REGAN beschreibt sie als völlig unbeschildert, erwähnt jedoch selbst das Vorkommen von Tieren mit 2 bis 3 Schildern in der vorderen Körperregion. Unter Berücksichtigung aller Tatsachen der Morphologie und der Verbreitung kommt man zu dem Schluß, daß *G. santae-annae* in den Komplex *williamsoni-microcephalus* gehört und von diesen Formen in keiner Weise artlich zu trennen ist. Als „*G. santae-annae*" beschriebene Exemplare stellen danach lediglich unbeschilderte Vertreter von *Gasterosteus aculeatus williamsoni* dar, die eben in ihrer Beschilderung an der Variationsgrenze der letzteren liegen.

5. Zusammenfassung

Paläarktis

Unter Berücksichtigung aller bisher verfügbaren Tatsachen der Variabilität und der Verbreitung gelangen wir zu dem Schluß, daß lediglich die Art *G. aculeatus* L.,

wenn auch in erheblicher genotypischer und phänotypischer Mannigfaltigkeit, in dieser Region auftritt.

Dabei ist es im einzelnen schwer, zu entscheiden, ob man von subspecies, Lokalrassen oder vielleicht zunächst neutraler von Formen sprechen soll. So sicher es ist, daß es sich dabei um eine einzige Art handelt, so wichtig erscheint es andererseits, die im Vergleich zu manchen anderen Fischarten erstaunlich große Variabilität zu betonen, die mit einer nicht minder großen ökologischen Plastizität gekoppelt zu sein scheint.

Nearktis

Das oben Gesagte gilt im Grundsatz in gleichem Maße für die Nearktis, nur mit dem Unterschied, daß wir es hier, wenn wir Hubbs (l. c.) in diesem Punkt folgen, mit zwei Arten zu tun hätten, indem zum altbekannten *G. aculeatus* L., auf den sich auch hier die Unzahl der verschiedenen „Arten" hat zurückführen lassen, noch die Art *G. wheatlandi* (Putnam) hinzutritt.

IV. METHODIK

Grundsätzlich wurde darauf Wert gelegt, die Gesamtheit der Proben 1. innerhalb eines eng begrenzten Zeitraumes, nämlich im Frühjahr, zu entnehmen und 2. nur aus wirklichen, eng umschriebenen Fortpflanzungsgemeinschaften, also auch räumlich genau abgrenzbar. Diesen beiden Forderungen, wo immer möglich, zu genügen, erscheint für eine richtige biologische Beurteilung des Materials dringend erforderlich und eigentlich selbstverständlich. Dieser Notwendigkeit sind aber sowohl Bertin (1925) als auch Heuts (1947 a) bei ihrer Probenahme nicht gerecht geworden.

So sammelten diese Autoren das Material einiger ihrer Stationen im Frühjahr, dasjenige anderer dagegen im Herbst oder auch im Winter. Dadurch wird erstens der Wert der vergleichenden Längenmessungen in Frage gestellt (s. auch Kapitel VII), zum anderen werden bei der Probenahme in vielen Fällen keine echten Fortpflanzungsgemeinschaften erfaßt.

Zur Präparation des Materials wurden die frisch gefangenen Stichlinge sogleich in 4%igem Formol fixiert, welches nach einem Tag gewechselt wurde. Nach weiteren 24 Stunden wurde einen Tag lang gewässert und nach vorheriger linksseitiger Filetierung (zwecks Wirbelzählung) durch H_2O_2-Zusatz das Pigment beseitigt, welches bei der späteren Auszählung sonst sehr hinderlich werden kann. Nach weiterem zweitägigen Aufenthalt in 96%igem Alkohol, welcher während dieser Zeit einmal gewechselt wurde, kam das Material endgültig in eine Lösung von Alizarin in 96%igem Alkohol, in welcher dann die scharf abgesetzte Rotfärbung aller Knochenelemente erfolgte. Diese äußerst einfache und schnelle Verfahrensweise hat sich in allen Fällen gut bewährt. Das von Täning (1944) angegebene Verfahren hat ebenfalls guten Erfolg, ist jedoch etwas umständlich und zeitraubend[1]).

Die variationsstatistische Auswertung schließt ein:

a) Standardlänge (St. L.), gemessen auf volle Millimeter von der Schnauzenspitze bis zum Ursprung der Schwanzflossenstrahlen.
b) Zahl der Knochenschilder (K) auf der rechten Körperseite.
c) Gesamtwirbelzahl (Vert. S) unter Einschluß des Urostyls. Hierzu wurden die Fische vorher linksseitig filetiert.

[1]) Heuts, l. c., behandelte sein Material mit 50%iger Schwefelsäure, nachdem er es in Formol vorfixiert hatte; die Knochenelemente werden hierbei infolge der $CaSO_4$-Bildung rein weiß. Der eindeutige Nachteil dieses Verfahrens liegt in der späteren schlechten Haltbarkeit des Materials, welches durch eine derartige Behandlung vollkommen brüchig wird.

Es besteht keine Veranlassung, das Urostyl von der Wirbelzählung auszuschließen, wie Bertin (l. c.) und Heuts (l. c.) es getan haben.

d) Zahl der Weichstrahlen in der Dorsalen (D_2).

e) Zahl der Weichstrahlen in der Analen (A_2).

Eine Zählung der Strahlenzahl in der Pectoralen wurde nicht vorgenommen, da infolge der in allen Populationen auftretenden geringen Variabilität dieses Merkmals (es treten fast immer 10 Strahlen auf) keine Aufschlüsse über etwaige lokale Differenzierungen zu erwarten sind.

Die Errechnung der statistischen Parameter erfolgte nach den üblichen, allgemein in Anwendung befindlichen Formeln. Die Errechnung dieser Parameter (arithmetisches Mittel m; Standardabweichung σ; Mittelfehler σ_m) und ihr Vergleich zwischen verschiedenen Populationen ist natürlich nur sinnvoll bei Vorliegen von unimodalen, offensichtlich der Normalverteilung entsprechenden Häufigkeitsverteilungen.

So erscheint es z. B. nicht sinnvoll, diese Parameter bei der Häufigkeitsverteilung der Knochenschilder in den Mischpopulationen (s. unten) in Anwendung zu bringen, da aus genetischen Ursachen hier ein von der Normalverteilung völlig abweichender Verteilungsmodus vorliegt. Anders liegt der Fall in den reinen *leiurus*-Populationen, wo durch offensichtliche Homozygotie der die Schilderausbildung bedingenden Gene eine Normalverteilung der Phänotypen angenommen werden kann.

Im Gegensatz zu Heuts, der bei der statistischen Auswertung von A_2 und D_2 Männchen und Weibchen zusammenwarf, wurden die Geschlechter auch bei diesem Merkmal getrennt behandelt, was sich im Laufe der Untersuchungen als richtig erwiesen hat.

Auf die Errechnung von Geschlechtsverhältnissen in den einzelnen Populationen wurde verzichtet, da in dieser Hinsicht repräsentative Proben aus vielen Gründen nicht erhältlich sind. Nur ein Beispiel u. a.: Der deutlich größere Anteil der Weibchen in den Proben aus den Stationen 5a und 6 ist lediglich auf den Umstand zurückzuführen, daß sich bei ruhigem, sonnigem Wetter, wie es zum Fangtermin herrschte, die Weibchen gern in Schwärmen von mehr als 100 Tieren zusammenhalten und daher leichter zu fangen sind als die Männchen, die verstreut am Boden des Gewässers stehend ihre Nester bewachen.

Die Schwarmbildung tritt übrigens nach unseren Beobachtungen nur bei Sonnenschein ausgeprägt auf und kann bei trüber Witterung gänzlich unterbleiben (s. auch Breder 1951).

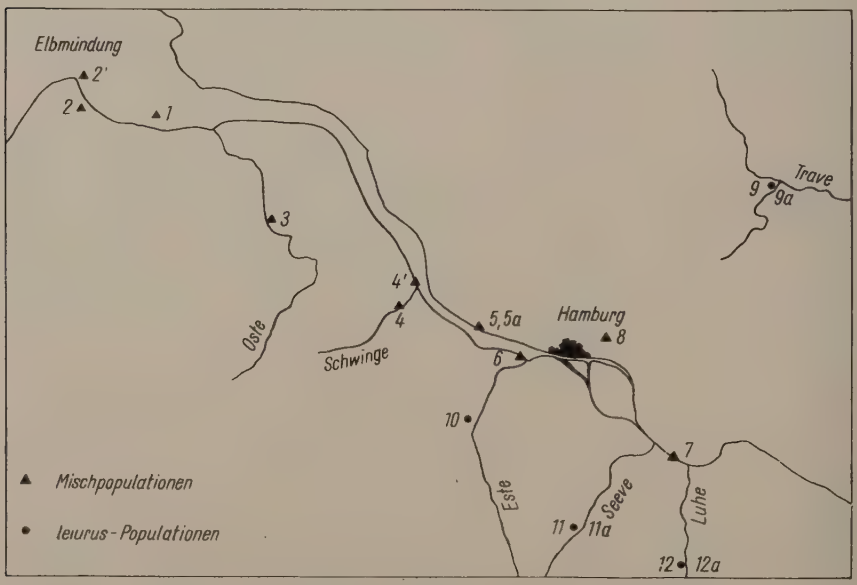
Um etwaige Mißverständnisse betreffs der Kennzeichnung der einzelnen Populationen auszuschalten, sei an dieser Stelle bereits nachdrücklich hervorgehoben:

Die vorwiegend aus *trachurus*-Formen zusammengesetzten Populationen der Wanderform des Stichlings enthalten, zumindest in dem untersuchten Gebiet, auch alle einen mehr oder minder großen Anteil an *semiarmatus*-Fischen, außerdem stets einige wenige Vertreter des *leiurus*-Typs (s. auch Kapitel XI). Auf Grund dieser heterogenen Zusammensetzung sei daher im folgenden von Mischpopulationen gesprochen.

V. LISTE DER STATIONEN

(hierzu Karte 1)

Station	Typ der Beschilderung	+ = mit — = ohne Verbindung zur Unterelbe	Datum
1. Unterelbe (Otterndorf)	Mischpopulation	+	1. IV. 1956
2. Cuxhaven (im Süßwasser)	Mischpopulation	+	12. VII. 1956
3. Oste (Basbeck-Osten)	Mischpopulation	+	10. V. 1956
4. Schwinge (Stader Burggraben)	Mischpopulation	+	6. V. 1956
5. Wedeler Marsch (Gezeitengraben Elbe).....	Mischpopulation	+	14. V. 1956
5a. Wedeler Marsch (Gezeitengraben Elbe).....	Mischpopulation	+	26. IV. 1957
6. Cranz (Gezeitengraben Elbe) .	Mischpopulation	+	8. IV. 1957
7. Oberelbe (Fliegenberg)	Mischpopulation	+	7. IV. 1957
8. Hamburg (Botanischer Garten)	Mischpopulation	—	15. IV. 1957
9. Oldesloe (Kurpark)	*leiurus*	—	14. VII. 1956
9a. Oldesloe (Kurpark)	*leiurus*	—	4. VII. 1957
10. Este (Buxtehude).....	*leiurus*	—	28. X. 1956
11. Seeve (Jesteburg)	*leiurus*	—	15. VII. 1955
11a. Seeve (Jesteburg)	*leiurus*	—	10. V. 1956
12. Luhe (Schneede)	*leiurus*	—	20. III. 1957
12a. Luhe (Schneede)	*leiurus*	—	28. III. 1956



Karte 1: Verteilung der Stationen im Gebiet der Unterelbe.

VI. KURZE CHARAKTERISTIK DER BIOTOPE IM GEBIET DER UNTERELBE

A. Zur Elbe offene Biotope

Wie aus der Stationsliste zu ersehen, handelt es sich bei den Vorkommen 1 bis 7 um Lokalitäten, die entweder an den Ufern der Unterelbe selbst (1, 5, 5a, 6, 7) oder doch nicht weit entfernt liegen und durch kleinere Flußläufe in direkter Verbindung mit der Unterelbe stehen (3, 4, in gewisser Weise auch 2).

B. Isolierte Biotope

Bei den Stationen 8 bis 12a hingegen handelt es sich um räumlich isolierte Süßgewässer ohne Zugang zum System der Unterelbe und ihren Nebenflüssen. Es kann jedoch angenommen werden, daß in früheren Zeiten eine direkte Verbindung bestanden hat und diese Gewässer ihre Populationen auf diesem Wege erhalten haben (10 bis 12a). Dafür spricht schon die räumlich enge Nachbarschaft zu kleineren Fließgewässern, die ihrerseits der Elbe tributär sind.

Im Falle der Populationen 8 und 9 muß mit der Möglichkeit der Übertragung durch den Menschen gerechnet werden.

Bei den besonders eingehend untersuchten Gezeitengräben (Stationen 5 und 6), die hier als kennzeichnender Typ für A angeführt seien, da sie längs des gesamten Unterlaufes der Elbe in großer Zahl die an die Ufer grenzenden Alluvionen durchziehen, handelt es sich um Gewässer mit periodisch wechselndem Wasserstand. Bei Hochwasser sind die Gräben gefüllt, laufen dann aber bei Niedrigwasser ziemlich leer[1]); es verbleiben jedoch zahlreiche Restwasseransammlungen größerer und kleinerer Ausdehnung, in denen die Laichfische und später die Jungfische leicht gefangen werden können.

Über die unterschiedlichen ökologischen Bedingungen der Gewässer aus A und B wird Näheres in Kapitel VIII gesagt. Hier seien als eine Besonderheit dieser Gezeitengräben noch die extremen Temperaturschwankungen erwähnt, die in den Restwassertümpeln bei Niedrigwasser auftreten. In kaum einem anderen Biotop tritt die Eurythermie des Stichlings so deutlich hervor wie hier. Bei wolkenlosem Himmel kann z. B. im Mai die Temperatur in den Restwassertümpeln nachts 5° C, tagsüber bei direkter Sonneneinstrahlung nicht selten 25° C betragen. Diese Temperaturdifferenz von 20° C tritt mindestens innerhalb 24 Stunden auf, wobei die Gegensätze durch den jeweiligen Wasseraustausch bei Hochwasser etwas gemildert werden. Im Juni-Juli 1957 wurden Jungfische in Restwassertümpeln beobachtet, in denen eine Wassertemperatur von etwa 30° C gemessen wurde.

VII. STANDARDLÄNGE IN DEN POPULATIONEN

Längenmessungen werden erst dann überhaupt sinnvoll, wenn sie mit den Fragen nach Alter und Wachstum in Zusammenhang gebracht werden. Dieses ist bisher bei *Gasterosteus aculeatus*, wenn überhaupt, nicht immer mit der notwendigen Kritik geschehen. Einige kurze Angaben von Bertin (1925) können hier unberücksichtigt bleiben, da das Material nicht statistisch bearbeitet worden ist. Als einziger Autor, der sein Material betreffs der Längenzusammensetzung der Populationen statistisch behandelt hat, bleibt nur Heuts (1947a) zu diskutieren.

1. Ein Blick auf die von Heuts im Anhang gegebenen Tabellen lehrt, daß ein und dieselben Mittel, Mittelfehler und Standardabweichungen aus Individuen ganz verschiedener Altersklassen gebildet werden. Ein Vergleich von Populationen untereinander auf Grund dieser Parameter hat dadurch nur einen geringen Aussagewert. Verglichen werden sollten in jedem Falle nur

[1]) Zur allgemeinen Biologie der Gezeitengräben s. Garms (1958).

Mittelwerte von Individuen, welche mit Sicherheit zu einer einzigen Jahresklasse gehören und hier wieder nur Jahresklassen gleichen Alters, also 0-Gruppe, I-Gruppe usw. jeweils nur unter sich.

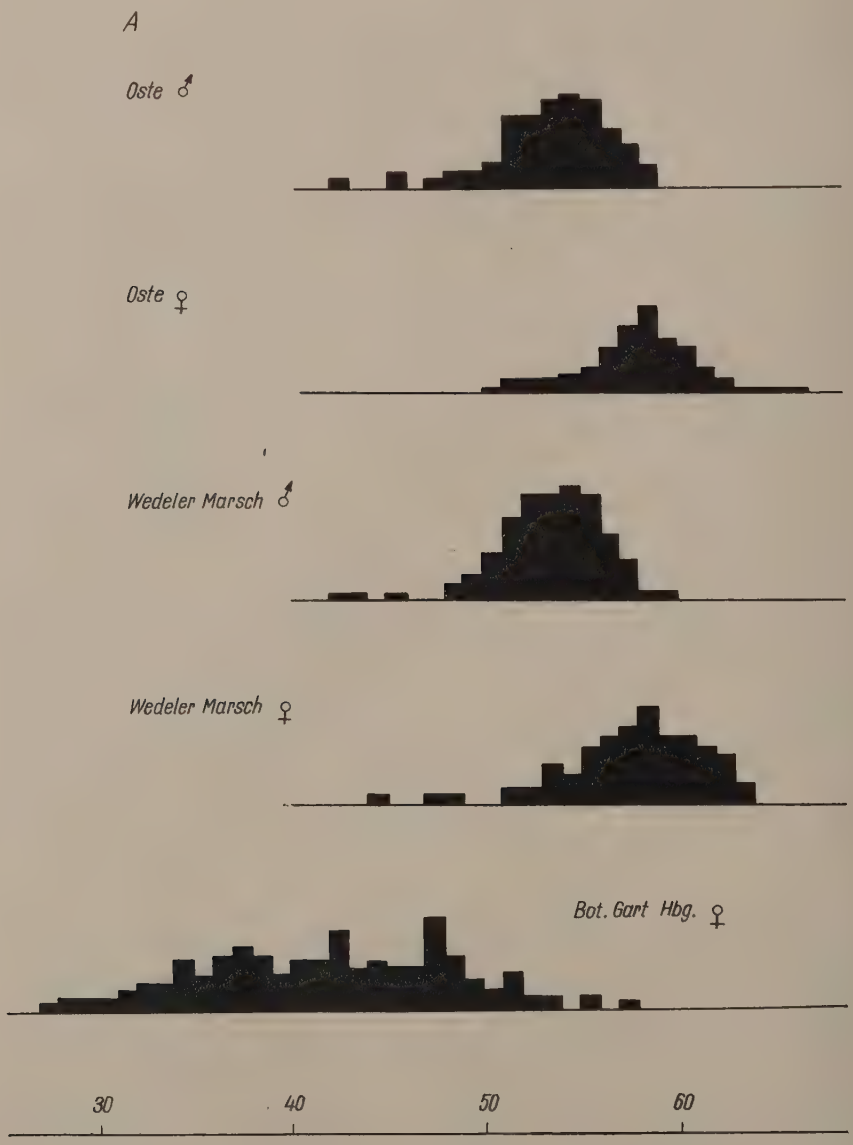


Abb. 3A. Längenverteilung von Misch-Populationen (Standardlänge in mm).

2. Es ist ferner unzweckmäßig, Längenvergleiche von Populationen anzustellen, in denen die Probenahme über das ganze Jahr verteilt liegt und nicht wenigstens ungefähr zu derselben Jahreszeit erfolgt ist. Die Proben sämtlicher Populationen sollten am besten im Frühjahr genommen werden. Es ist wenig aufschlußreich, die Längenwerte zweier Populationen zu vergleichen,

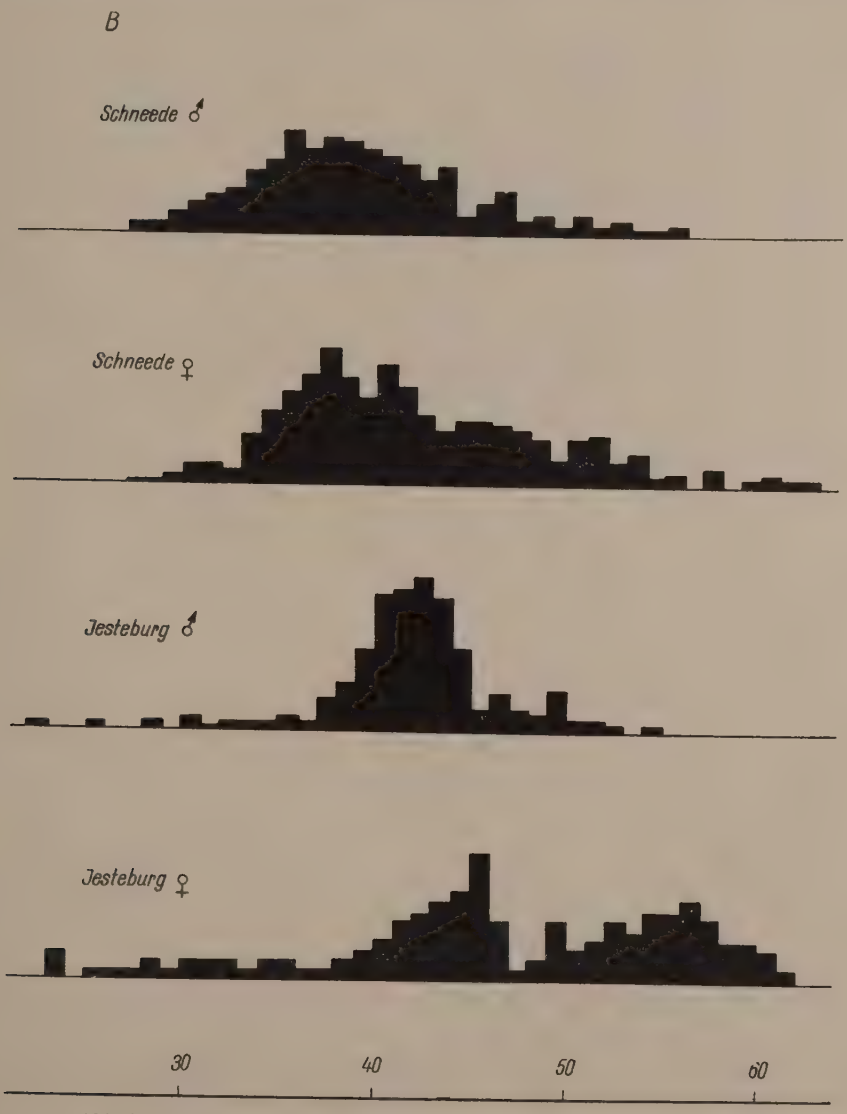


Abb. 3B. Längenverteilung in *leiurus*-Populationen (Standardlänge in mm).

wenn die Probe von Population *x* z. B. im April, diejenige von Population *y* hingegen im Dezember genommen worden ist.

Über die Berechtigung, die Längenmaße der Mischpopulationen mit denen der *leiurus*-Populationen zu vergleichen und aus den verschiedenen absoluten Werten Unterschiede in der Wüchsigkeit als Rassemerkmal abzuleiten, s. auch das folgende Kapitel VIII.

Die Abb. 3A und B zeigen in vergleichender Darstellung die Längenzusammensetzung der untersuchten Populationen; es handelt sich jeweils um kennzeichnende Beispiele von Misch- und *leiurus*-Populationen.

Folgende typischen Unterschiede werden festgestellt:

1. Zunächst wird der schon von HEUTS (l. c.) hervorgehobene Geschlechtsunterschied zwischen Männchen und Weibchen bestätigt. Er besteht innerhalb beider Gruppen, scheint aber in den Mischpopulationen etwas ausgeprägter zu sein.

2. Wie schon von HEUTS konstatiert, sind die Tiere der Mischpopulationen deutlich größer als diejenigen der *leiurus*-Populationen. Diskutiert werden kann dieser Umstand erst im Kapitel „Alter und Wachstum".

Wie ein Blick auf Tabelle 8 (Anhang) zeigt, gehören die hohen Längenwerte fast sämtlich zu den Mischpopulationen, die alle aus der Unterelbe nebst ihren Nebenflüssen und Gezeitengräben stammen. Diese Populationen gehören alle zu der Wanderform des Stichlings, die mit dem Typ der Mischpopulationen, wenigstens in dem untersuchten Gebiet, identisch ist. Alle Fische dieser Populationen haben direkten oder indirekten Zugang zum Meer. Dagegen stammen sämtliche *leiurus*-Populationen mit den kleineren Längenwerten aus isolierten Süßwasserbecken, die keinen Zugang zum Flußsystem der Elbe und damit zum Meer haben.

Zur Erklärung der Größenunterschiede zwischen Misch- und *leiurus*-Populationen in Kapitel VIII wird auf diesen Umstand zurückzukommen sein.

3. Die Mischpopulationen zeigen ein gleichmäßigeres und einheitlicheres Bild der Längenkurven als die *leiurus*-Populationen. Die teilweise weit auseinandergezogene Längenverteilung in den letzteren wird offensichtlich durch eine Mischung verschiedener Jahresklassen hervorgerufen, während in den Mischpopulationen, wie später gezeigt werden wird, nur eine Jahresklasse vertreten ist.

Da es im Falle einiger *leiurus*-Populationen unmöglich ist, die Jahresklassen infolge der mehr oder minder großen Überschneidungen klar zu trennen, ist in diesen Fällen auf eine Bestimmung der statistischen Parameter verzichtet worden.

VIII. ALTER UND WACHSTUM

Exakte Altersbestimmungen am Stichling lagen bis vor kurzem (JONES und HYNES 1950) überhaupt nicht vor. Weder die Otolithen noch die Längenkurven waren auf diese Frage hin untersucht worden. Kurze Bemerkungen von LEINER (1931), WUNDER (1930) und BERTIN (1925) basieren auf der Untersuchung von statistisch völlig unzureichendem Material, außerdem lassen die genannten Autoren den nicht unerheblichen Größenunterschied zwischen Männchen und Weibchen außer Betracht, welcher eine gesonderte Behandlung der Geschlechter verlangt.

1. Bestimmung von Alter und Wachstum auf Grund der Längenzusammensetzung der Proben

Wie bereits erwähnt, unterscheiden wir im Gebiet der Unterelbe 1. die Wanderform des Stichlings, wobei es sich in allen Fällen um Mischpopulationen handelt; 2. die stationären *leiurus*-Populationen, die in abgeschlossenen Gewässern leben und keinen Zugang zum Flußsystem der Unterelbe haben. Nach dem in Kapitel VI und IX Gesagten erscheint es angeraten, das Wachstum der Wanderfische von dem der stationären Formen getrennt zu behandeln.

a) Wanderform (Mischpopulationen)

Wie aus Abb. 3A und Tabelle 8 (Anhang) hervorgeht, bestehen die Mischpopulationen offensichtlich nur aus einer Jahresklasse mit einem Mittel von etwa 53 mm für die Männchen und 58 mm für die Weibchen. Abb. 4 zeigt je einen Vertreter dieser gemittelten Standardlängen in natürlicher Größe.

Abb. 4. *trachurus* ♂ (oben) und *semiarmatus* ♀ (unten) der Wanderform in natürlicher Größe

Es ergibt sich folgende Frage: Sind die Tiere dieser Populationen ein- oder zweijährig?

1. Nehmen wir an, die Tiere seien einjährig, so müßte man allerdings ein ganz enormes Wachstum für diese Wanderfische annehmen.

Wie in Kapitel IX gesagt, schlüpft im Monat Mai die Hauptmasse der Stichlinge, ein geringerer Teil Ende April und im Juni. Nach den Untersuchungen von Jungstichlingen aus den Gezeitengräben im Juni bis Juli erfolgt die Abwanderung der Jungen bei einer Größe von etwa 18 mm. Da andererseits die erwachsenen Tiere in den oben angegebenen Größen von 53 mm (Männchen) und 58 mm (Weibchen) bereits Ende März im Elbeästuar erscheinen, ergäbe sich für diese Fische die erstaunliche Längenzunahme von 35 bis 40 mm in 8 Monaten. Dabei ist noch hinzuzufügen, daß es sich bei 3 bis 4 dieser 8 Monate um die Winterzeit mit herabgesetzter Nahrungsaufnahme handelt. Selbst unter Berücksichtigung der bekannten Tatsache des größeren Nahrungsangebotes im Meer zur Winterszeit dem Süßwasser gegenüber und einer zugegebenen größeren Nahrungsaufnahme bleibt die angegebene Längenzunahme sehr erheblich, notabene unter der Annahme, es handle sich dabei um einjährige Tiere (genaugenommen wären sie nach obiger Rechnung sogar erst 10 Monate alt!).

Da nun Populationen mit größeren Mittelwerten unter der Wanderform bisher nie bekannt geworden sind und die Tiere nach dem Ablaichen im späten Frühjahr und Frühsommer sicher bald zugrunde gehen, ergäbe sich für die Fische dieser Populationen ein Alter von nur einem Jahr, was angesichts der Tatsache, daß *leiurus*-

Fische von 3 Jahren im Süßwasser nachweislich vorkommen und im Aquarium bis zu 4 Jahren gehalten worden sind, doch recht unwahrscheinlich aussieht.

2. Nehmen wir an, die Tiere von 53 mm bzw. 58 mm Durchschnittslänge seien zweijährig, so ergäbe sich die Folgerung, daß die Hauptmasse der einjährigen Fische dieser Wanderform als noch nicht geschlechtsreif im Meer oder an den Küsten verbleibt, da ja Exemplare der dann in Frage kommenden Zwischengröße von etwa 35 bis 40 mm in den hier betrachteten Populationen nur immer ganz vereinzelt gefunden worden sind (s. Abb. 3A und Tabelle 8, Anhang); zahlenmäßig können sie hier ohne weiteres vernachlässigt werden.

Es würden sich dann etwa folgende Wachstumsverhältnisse ergeben:

Längenzunahme von der 0-Gruppe (18 mm) bis zur I-Gruppe (etwa 35 mm): etwa 17 mm in 10 Monaten.

Längenzunahme von der I-Gruppe (35 mm) bis zur II-Gruppe (53 bzw. 58 mm): etwa 18 bis 23 mm in 12 Monaten.

Bei einer Größe von etwa 35 mm beginnt nach Heuts (l. c.) und eigenen Messungen an Aquariumsfischen das leichte Auseinanderwachsen der Geschlechter, welches sich in der schließlich erreichten Differenz von 5 mm ausprägt. Dasselbe gilt übrigens auch für die stationären Süßwasserpopulationen.

Die Frage nach dem Alter dieser Populationen ist also zu beantworten: Da größere Durchschnittswerte als 53 bzw. 58 mm in dem untersuchten Gebiet nie gefunden worden sind, folgt, daß diese Formen hier nicht viel älter als 2 Jahre werden.

Um über den Verbleib der noch nicht geschlechtsreifen Fische endgültige Klarheit zu gewinnen, wäre es sehr erwünscht, etwa in der Zeit des Dezember Fangproben der im Spätsommer ins Meer abgewanderten Fische zu erhalten, was uns bisher trotz ständiger Bemühungen nicht gelungen ist, da die Fangmöglichkeiten so sehr beschränkt sind. Nach erst kürzlich erfolgter mündlicher Mitteilung von Herrn A. Holtmann von der Biologischen Anstalt Helgoland (zur Zeit List/Sylt) werden nun in den in manchen Jahren im Dezember-Januar auf der Reede von List aufgestellten Heringshamen (s. auch Kapitel IX) größere Mengen von dreistachligen Stichlingen mitgefangen, und zwar soll es sich dabei um eine Mischung von größeren und halbwüchsigen Fischen handeln. Aus der statistischen Untersuchung einer repräsentativen Probe dieses Materials würde sich dann wahrscheinlich eine deutlich zweigipflige Kurve der Längenverteilung ergeben. Diese jüngere Altersgruppe ist es nun eben, die nach Ablauf des ersten Jahres als noch nicht geschlechtsreif im Meer verbleibt.

b) Stationäre Süßwasserform (*leiurus*-Populationen)

Wie aus Abb. 3 B und Tabelle 8 (Anhang) hervorgeht, bestehen teilweise die *leiurus*-Populationen eindeutig aus mehreren Jahresklassen (mindestens 2). Den größten Anteil bilden überall die einjährigen Fische mit etwa 40 (Männchen) bzw. 45 (Weibchen) mm Länge, welche im Laufe der ersten Fortpflanzungsperiode erreicht wird.

Im Gegensatz zur Wanderform wird hier die Hauptmasse der Tiere bereits gegen Ende des ersten Jahres geschlechtsreif. Das gilt nicht für diejenigen Fische, die bis zum Frühjahr oder während des Sommers die Länge von etwa 35 mm nicht erreichen. Männchen unterhalb dieser Größe zeigen nur eine zarte Rosafärbung der Kehle, und die Weibchen bilden niemals reife Eier aus. Ein gewisser Prozentsatz dieser Tiere findet sich fast immer in den hier besprochenen Populationen. Die Erklärung ist einfach:

Im Vergleich mit der Wanderform aus den Gezeitengräben der Elbe, bei welcher die abgelaichten Tiere schon Anfang Juni die Gräben zu verlassen beginnen und neue Bruten kaum noch vorhanden sind, erstreckt sich das Laichgeschäft bei den Süßwasserformen bis mindestens Ende Juli, ein Umstand, welcher bisher stets übersehen worden ist, der aber recht wichtig ist für die Beurteilung der Wachstumsverhältnisse (ich habe Anfang August noch Männchen in vollstem Hochzeitskleid und Weibchen mit fließendem Laich gefunden). Durch diese weit auseinandergezogene Laichperiode (in günstigen Frühjahren schon Ende März beginnend und andauernd bis Anfang August) ergibt sich natürlich eine viel breitere Variation in der Länge der Jungtiere als bei der Wanderform mit ihrer zeitlich relativ eng begrenzten Laichperiode. Dies ist einer der Gründe mit, weshalb die Altersklassen sich bei den Süßwasserstichlingen oft so schlecht trennen lassen.

Entsprechend ergibt die Untersuchung der letzten Brut eines Sommers, z. B. vom Anfang August, daß der Herbstzuwachs vor dem Einsetzen der Wintermonate mit stark herabgesetzter Nahrungsaufnahme und infolgedessen auch geringem Zuwachs nicht mehr sehr erheblich ist, und daß diese Tiere die zur Geschlechtsreife ganz offenbar erforderliche Länge von etwa 35 mm bis zum kommenden Frühjahr nicht mehr erreichen, während dies bei den Bruten, welche vom Beginn der Laichsaison stammen, durchaus der Fall ist.

Man sieht übrigens, daß die Größe von 40 mm in der I-Gruppe der Süßwasserformen der angenommenen I-Gruppe der Wanderform ganz gut entspricht. Welche Ursachen es bei letzterer bedingen, daß die Geschlechtsreife in der I-Gruppe noch nicht erreicht wird, läßt sich zur Zeit schlecht sagen, es darf aber wohl ein veränderter Hormonhaushalt und im Zusammenhang damit eine veränderte Osmoregulation im Salzwasser angenommen werden, die Ergebnisse einer Arbeit von Baggerman (1957) sprechen jedenfalls in diesem Sinne.

Neben den Fischen der 1. Jahresklasse werden nun fast immer auch Tiere der 2. und 3. Altersgruppe (II- und III-Gruppe) gefunden, und zwar in ihrem prozentualen Anteil an der Gesamtpopulation von Fundort zu Fundort und von Jahr zu Jahr wechselnd. Die Schwierigkeiten einer exakten Trennung, besonders der II- von der III-Gruppe, sind allerdings nicht gering aus zwei Gründen:

1. Infolge der Überschneidungen in den Längenkurven der einzelnen Jahresklassen.
2. Die relativ geringen Prozentanteile der II- und III-Gruppe erlauben nicht mehr die Konstruktion einer eindeutigen und eingipfligen Längenkurve für die jeweilige Jahresklasse.

Soweit es sich aus den Kurven der Abb. 3 entnehmen läßt, scheinen aber die Tiere der II-Gruppe sich etwa um die Längenwerte 50 (Männchen) bzw. 55 (Weibchen) mm zu gruppieren. Mit 55 mm scheint in den untersuchten Freilandpopulationen des Süßwassers für die II-Gruppe der Männchen die obere Grenze der Variation gegeben zu sein, größere Männchen habe ich bisher nicht gefunden. Ein Blick auf die Tabellen von Heuts (1947a) bestätigt diese Beobachtungen, auch in den belgischen Süßwasserpopulationen tauchen keine Männchen über 55 mm Länge auf.

Daraus geht hervor, daß das Maximalalter der Stichlingsmännchen aus den Süßwasserpopulationen der freien Natur mit etwas über 2 Jahren erreicht ist. Dasselbe gilt ja auch für die Wanderform.

Anders kann es sich mit den Weibchen verhalten. Alle Tiere über 55 mm (s. auch Heuts, l. c.) sind in dem untersuchten Gebiet weiblich. Die Länge der größten gefangenen Weibchen betrug 66 mm. Der Prozentsatz dieser angenommenen III-Gruppe in den Populationen ist aber überall recht gering. Fische dieser Größe wurden im Frühjahr gefangen, hätten also, wenn man sie einmal zur III-Gruppe

rechnet, den dritten Winter hinter sich. Den darauffolgenden Sommer überlebt jedoch keines dieser Weibchen, denn schon im Mai habe ich nie mehr Tiere dieser Länge gefunden.

2. Die Altersbestimmung nach den Otolithen

Die Untersuchung der Otolithen erbrachte in fast allen Fällen, in denen eine annähernd sichere Deutung möglich war, eine Bestätigung der im vorangehenden dargestellten Ergebnisse.

Technik: Das Auffinden der nur etwa knapp stecknadelkopfgroßen Kalksteinchen ist nicht ganz einfach und nur unter dem Binokular möglich. Zunächst wird am Hinterrand des Supraoccipitale (Abb. 5) mit einem scharfen Skalpell ein senkrechter Schnitt quer zur Körperlängsachse geführt und der Kopf dadurch vom Rumpf getrennt. Die hierbei im Kopf verbleibenden und dicht unter der Schnittfläche liegenden Otolithen werden mit einer Nadel herausgenommen und entweder als Frischpräparat in Wasser oder als Dauerpräparat (in Balsam) unter dem Mikroskop untersucht. Hierbei hat sich eine Vergrößerung von nicht unter 100 und nicht über 150 als am günstigsten erwiesen.

Deutung der Otolithen: Untersucht wurden mehrere hundert Otolithen. Eine so hohe Zahl wurde notwendig durch die große Unregelmäßigkeit in der Ausbildung der Winterlinien (nur selten habe ich beim Stichling so klare Bilder erhalten, wie sie etwa aus den fischereibiologischen Untersuchungen an Gadiden und Pleuronectiden bekannt sind).

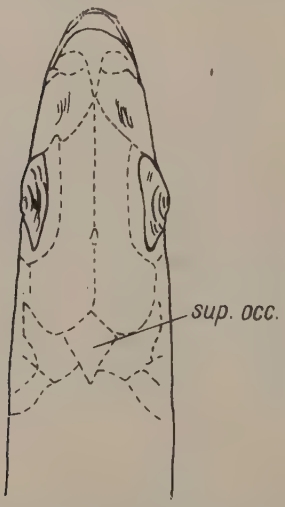


Abb. 5. Lage der Schnittebene am Hinterrand des Supraoccipitale. Gestrichelte Linien: Grenzen der Schädelknochen.

Abb. 6. Otolith. Vergr. 100fach. Zweijähriges Tier der Wanderform (Ende des zweiten Winters).

a) Wanderform

Hier sind die Winterlinien im Gegensatz zu den Süßwasserpopulationen recht schwach ausgeprägt (Abb. 6). Die nächstliegende Erklärung findet sich in der weniger abrupten Einschränkung des Wachstums im Meer während des Winters. Im Gegensatz zum Süßwasser ist hier auch im Winter das Nahrungsangebot größer und eine, wenn auch eingeschränkte, Nahrungsaufnahme und als Folge davon ein gewisser Zuwachs möglich.

b) Stationäre Süßwasserform

Hier gilt das früher Gesagte in verstärktem Maße: Die Ungleichartigkeit der Wachstumsbedingungen als Folge der Mannigfaltigkeit der Verhältnisse in den Biotopen prägt sich auch in den Bildern der Otolithen aus, welche in den einzelnen Populationen ganz unterschiedlich sein können. Dementsprechend ergeben die relativen Abstände der Winterlinien voneinander in kaum zwei Populationen gleiche Bilder.

Was jedoch die allgemeine Ausprägung der Winterlinien in den Süßwasserpopulationen betrifft, so treten sie hier infolge des sehr geringen Zuwachses in den kalten Wintermonaten entschieden deutlicher hervor als bei der Wanderform des Meeres (Abb. 7).

Die Untersuchungen an den Otolithen bestätigen also die unter 1. über Alter und Wachstum gewonnenen Ergebnisse. Diese seien im folgenden noch einmal kurz zusammengefaßt:

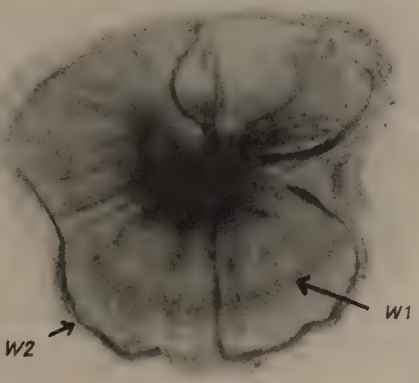


Abb. 7. Otolith. Vergr. 100fach. Zweijähriges Tier der stationären Süßwasserform (Ende des zweiten Winters).

3. Vergleich der Wachstumsverhältnisse in den Populationen

Bei der Wanderform sind fast alle Männchen und Weibchen, welche die Fortpflanzungsgemeinschaften konstituieren, zweijährig. 2 Jahre ist gleichzeitig das Maximalalter. Die Hauptmasse der einjährigen Tiere (I-Gruppe) verbleibt nach Beendigung des ersten Winters während des darauffolgenden Sommers als noch nicht geschlechtsreif im Meere.

Bei der stationären Süßwasserform erreicht die Hauptmasse der Tiere im Alter von etwas über einem Jahr die Geschlechtsreife bei einer Durchschnittslänge von etwa 40 (Männchen) bzw. 45 (Weibchen) mm. In wechselnder Häufigkeit, aber in stets geringerer Anzahl als die Tiere der I-Gruppe, findet sich die II-Gruppe mit etwa 50 (Männchen) bzw. 55 (Weibchen) mm Länge. Das Maximalalter dieser Form liegt in freier Natur bei 3 Jahren. Die relativ seltenen Vertreter dieser III-Gruppe sind ausschließlich Weibchen. Das Maximalalter der Männchen liegt also auch bei dieser Form (in freier Natur) bei 2 Jahren.

Die Unterschiede im Wachstum der beiden Gruppen sind folgendermaßen anzugeben:

Die Populationen der Wanderform sind untereinander gut vergleichbar; sie stimmen in den Längenwerten weitgehend überein. Die Ursachen hierfür sind zu suchen a) in der bereits erwähnten sehr einheitlichen Größe der O-Gruppe infolge der relativ eng begrenzten Laichperiode, was sich auf die I- und II-Gruppe fortpflanzt; b) in den gleichmäßigeren Umweltbedingungen (Ernährung, Temperatur usw.) des Meeres, unter denen diese Form während des größten Teiles ihres Lebens existiert.

Die Populationen der stationären Süßwasserform lassen sich untereinander weniger gut vergleichen, wie aus Abb. 3B und Tabelle 8 (Anhang) hervorgeht. Die Ursache ist ganz ohne Zweifel außer in der bereits erwähnten ausgedehnten Laichperiode zu suchen in der Mannigfaltigkeit der Biotope, was deren Umweltfaktoren betrifft.

Je nachdem, ob z. B. ein stehendes Gewässer (größerer See, Teich, Weiher) ohne Zu- und Ablauf vorliegt oder andererseits Bäche oder Teichwirtschaften mit lebhaftem Durchfluß in Betracht gezogen werden, erzeugt die Gesamtheit der in einem Biotop wirksamen Umweltfaktoren (O_2, Temperatur, Nahrungsmenge, Raumfaktor usw.) außerordentlich unterschiedliche Bedingungen, einerseits durch die von Biotop zu Biotop verschiedenen absoluten Werte dieser Faktoren, zum anderen durch deren verschieden mögliche Kombination (hierzu s. auch Kapitel X).

Ein Vergleich der beiden Formen ist selbstverständlich nur durchführbar unter Berücksichtigung ihrer ganz unterschiedlichen Alterszusammensetzung.

Vergleicht man jeweils die I- bzw. II-Gruppe der Wanderform und der stationären Süßwasserform, so zeigt sich, daß die Wachstumsverhältnisse etwa ähnlich sind; die zahlenmäßig schwache III-Gruppe, die zudem bei der Wanderform gar nicht vorkommt, bleibt hier unberücksichtigt.

Das geht auch aus folgender Beobachtung hervor:

Durch das Zuschütten eines der Gezeitengräben der Unterelbe an seinem Ausgang wurden die darin befindlichen Jungfische an der Abwanderung meerwärts gehindert. Es wurde in diesem abgeschlossenen Grabenteil eine Größenzusammensetzung festgestellt, wie sie auch sonst in abgeschlossenen Süßgewässern beobachtet wird. Hier wurden auch in größerer Zahl die Tiere der I-Gruppe gefunden, die ja normalerweise im Meere verbleiben.

Rassenunterschiede in der Wüchsigkeit, wie Heuts (1947 a) sie behauptet, sind also nicht nachzuweisen.

Diese zeigt eindeutig auch die folgende statistische Untersuchung:

Angenommen, die *leiurus*-Form wiese eine erblich fixierte schlechtere Wüchsigkeit auf als die *trachurus*-Form, so müßte sich eben diese schlechtere Wüchsigkeit in einer geringeren Durchschnittslänge der ersteren auch unter gleichen Umweltsbedingungen ausprägen.

Um diesen Sachverhalt zu prüfen, wurden innerhalb einer zahlenmäßig umfangreichen Probe, entnommen aus einer Mischpopulation der Unterelbe (Cranz, Station 6), die Längenmittel der Weibchen für *trachurus*, *semiarmatus* und *leiurus* getrennt errechnet, und zwar selbstverständlich innerhalb einer Altersklasse, nämlich der II-Gruppe (Tabelle 9, Anhang). Das Ergebnis war eindeutig: Ein statistisch gesicherter Unterschied in der Länge ließ sich zwischen den drei Formen nicht nachweisen! Die untersuchte Probe stammte aus einer eng umschriebenen Fortpflanzungsgemeinschaft, innerhalb derer die drei Formen unter denselben Umweltsbedingungen lebten. Die *leiurus*-Form aus den Mischpopulationen der Unterelbe, welche ja genetisch dasselbe darstellt wie die *leiurus*-Form der isolierten Gewässer, zeigt also keine

erblich fixierten Unterschiede in der Wüchsigkeit gegenüber der *trachurus*- und der *semiarmatus*-Form!

Heuts (l. c.) verglich sämtliche Individuen einer Population der Wanderform mit sämtlichen Individuen einer stationären Population des Süßwassers, stellte einen erheblichen Unterschied in der Durchschnittslänge fest und schloß daraus auf eine unterschiedliche Wüchsigkeit als Rassenmerkmal. Da die stationären Süßwasserpopulationen aber hauptsächlich aus der I-Gruppe, die Populationen der Wanderform hingegen fast ausschließlich aus der II-Gruppe bestehen, hat Heuts damit ganz verschiedene Altersgruppen verglichen.

Jones und Hynes (1950) haben an englischen Stichlingen Altersbestimmungen nach den Otolithen vorgenommen, die im wesentlichen mit den in diesem Kapitel angeführten Untersuchungen übereinstimmen. Das gilt in erster Linie für Süßwasserformen.

Von marinen Populationen stand diesen Autoren nur eine Probe von 27 Individuen (*trachurus*) zur Verfügung (Easdale, englische Ostküste). Männchen und Weibchen wurden nicht geschieden. Wie aus den kurzen Angaben zu entnehmen ist, scheinen hier auch einige dreijährige Tiere vorzukommen (Standardlänge etwa 76 mm). Das Wachstum der Fische aus der Population von Easdale ist etwa:

Nach 1 Jahr	Nach 2 Jahren	Nach 3 Jahren
40 mm	60 mm	76 mm

IX. WANDERUNGEN

1. Die jahreszeitliche Verteilung der Wanderform im Gebiet

Die Fische der Wanderform des Stichlings gehören, zumindest in unseren Breiten, zum Typ der Mischpopulationen. Niemals sind bisher an den Küsten der Nord- und Ostsee *leiurus*-Schwärme beobachtet worden (s. a. Heuts 1947a, Möbius und Heincke 1883, Duncker 1935). Bei meinen Untersuchungen im Gebiet der Unterelbe kam ich zu ganz demselben Ergebnis.

In der Unterelbe sind bisher Stichlinge im Herbst und Winter nie gefangen worden. Sie halten sich zu dieser Zeit im Salzwasser der Küsten auf und werden dort, wenn stehende Geräte angebracht werden, auch in größerer Zahl gefangen.

Drei Beispiele zeigen dieses an:

1. Aus einer Fangstatistik der Biologischen Anstalt Helgoland aus Wilhelmshaven (Jadebusen) über die Jahre 1948 bis 1953, die mir freundlicherweise zwecks Einsichtnahme zur Verfügung gestellt wurde, geht hervor, daß nur in den Wintermonaten größere Mengen Stichlinge gefangen werden und daß diese Fänge sehr plötzlich im Frühjahr aufhören.

2. Nach freundlicher mündlicher Mitteilung von Herrn A. Holtmann von der Biologischen Anstalt Helgoland (zur Zeit List/Sylt) werden in den in manchen Jahren auf der Reede von List im Wattenmeer aufgestellten Heringshamen während des Dezember-Januar größere Mengen von Stichlingen mitgefangen (s. auch Kapitel VIII).

3. Ausgedehnte Untersuchungen auf die Zusammensetzung des Materials der „Gammelfischerei" an den Küsten Ost- und Nordfrieslands (Heidrich 1930) ergaben nur ganz vereinzelt Funde von Stichlingen im Frühjahr und Sommer. Hierbei handelt es sich aber, den jeweiligen Gewichtsangaben einer bestimmten Zahl von Tieren nach zu urteilen, um kleinere, nicht geschlechtsreife Fische der O- und I-Gruppe (s. auch Kapitel VIII).

Alle drei angeführten Beispiele beweisen die winterliche Verteilung der Wanderform des Stichlings an den Wattenküsten der Nordsee und das Fehlen der laichreifen Tiere in diesem Gebiet während des Frühjahrs und Sommers.

2. Einwanderung der adulten Tiere ins Brack- und Süßwasser der Unterelbe

Bei normalen Witterungs- und Temperaturverhältnissen beobachtet man schon Anfang März große Ansammlungen von adulten Tieren im Elbeästuar. Bald darauf erfolgt eine massierte Einwanderung ins Brack- und Süßwasser, wobei in normalen Jahren die Hauptmasse der Stichlinge in einem relativ eng begrenzten Zeitraum flußauf wandert.

Nach einem kalten und langandauernden Winter jedoch kann sich der Beginn der Einwanderung merklich verzögern und auch die Einwanderung selbst in ihrer Dauer weiter auseinandergezogen sein. Dies zeigen meine Untersuchungen an dem Material aus den Reusen des Fischermeisters F. Fester, die in jedem Frühjahr in der Elbmündung bei Cuxhaven-Kugelbake zum Heringsfang aufgestellt sind.

Tabelle 1. Fangserie 1956 (15. April bis 15. Mai)

Der Zeitraum wurde so unterteilt, daß in regelmäßigen Abständen während dieser Zeit 8 Fangproben genommen wurden

1. 12 ♂♂/35 ♀♀	5. 17 ♂♂/50 ♀♀
2. 7 ♂♂/39 ♀♀	6. 24 ♂♂/59 ♀♀
3. 26 ♂♂/72 ♀♀	7. 7 ♂♂/50 ♀♀
4. 31 ♂♂/66 ♀♀	8. 6 ♂♂/17 ♀♀

Tabelle 2. Fangserie 1957 (9. April bis 9. Mai)

Gleiche Unterteilung des Zeitraumes wie unter a)

1. 5 ♂♂ + ♀♀	5. 8 ♂♂ + ♀♀
2. 7 ♂♂ + ♀♀	6. 3 ♂♂ + ♀♀
3. 4 ♂♂ + ♀♀	7. keine
4. 5 ♂♂ + ♀♀	8. keine

Die Probenahme konnte in beiden Jahren leider erst Mitte April beginnen, weil die Reusen nicht früher ausgebracht wurden.

Trotzdem ist das Ergebnis der Untersuchung eindeutig: der Vergleich der Jahre 1956 und 1957 macht den Einfluß der Temperaturverhältnisse im Hinblick auf den Termin der Einwanderung deutlich.

Der Beginn der Einwanderung 1956 mag schon eine gewisse Zeit vor dem 15. April gelegen haben; die relativ große Menge der gefangenen Tiere bis in den Mai hinein zeigt jedoch klar die Verzögerung durch die niedrigen Temperaturen dieses Frühjahrs.

Ein ganz anderes Bild ergibt sich im Frühjahr 1957. Nach dem recht milden Winter erfolgten die Massenansammlungen im Ästuar bereits Anfang März. Als dann am 9. April die Probenahme in den Reusen begann, war die Hauptmasse der Stichlinge, und zwar in einem relativ eng begrenzten Zeitraum, schon flußauf gewandert. Es kann sich bei den gefangenen Exemplaren nur noch um Nachzügler gehandelt haben.

In einer schönen Weise bestätigt werden diese Ergebnisse durch Beobachtungen in den Gezeitengräben der Elbe bei Wedel und Cranz (Station 5 und 6 der Liste), also in den Biotopen, in denen die Konstituierung der Fortpflanzungsgemeinschaften erfolgt. Hier wurden am 1. April 1956 noch keine Stichlinge beobachtet, während die Fische am 1. April 1957 schon in größerer Zahl, späterhin noch zunehmend, die Gräben bevölkerten.

Aus der Tabelle 1 (s. oben) läßt sich ein eindeutig größerer Anteil der Weibchen in allen 8 Proben ablesen. Eine Erklärung dieser Tatsache scheint, wenn auch nicht exakt beweisbar, naheliegend:

Da ein so eindeutig zugunsten der Weibchen verschobenes Geschlechtsverhältnis normalerweise in den einzelnen Populationen, welche die Fortpflanzungsgemeinschaften bilden, nicht angetroffen wird, kann man annehmen, daß zu Beginn der Einwanderung im Frühjahr die Männchen den Hauptanteil der Schwärme stellen und die Hauptmasse der Weibchen erst etwas später nachfolgt. Biologisch verständlich wäre ein solches Verhalten, wenn man die Tatsache berücksichtigt, daß die Männchen nach der Ankunft auf den Laichplätzen ja zuerst mit der Eroberung und Abgrenzung ihrer jeweiligen Brutreviere und dem Nestbau sehr in Anspruch genommen sind. Nach der etwas verzögerten Ankunft der Weibchen kann dann das Brutgeschäft in vollem Umfang beginnen.

3. Abwanderung der adulten, abgelaichten Fische

Die Beobachtungen dreier Jahre ergaben hierüber folgendes: Die Abwanderung der abgelaichten Tiere in der Zeit des Juni-Juli vollzieht sich nicht so massiert wie die Einwanderung im Frühjahr. Es wurden niemals Schwärme abgelaichter Stichlinge beobachtet, sondern immer nur einzelne Exemplare am Elbufer treibend. Diese Fische scheinen alle kurz vor dem Absterben zu sein; sie lassen sich elbabwärts treiben, sind mit der Hand leicht zu fangen und zeigen nur schwache Lebenszeichen. Damit steht im Einklang, daß ältere Tiere als die in den untersuchten Populationen festgestellten bei dieser Wanderform nie gefunden worden sind (s. auch Kapitel VIII).

Die Reihenfolge der Geschlechter in der Abwanderung ist durchaus die umgekehrte wie im Frühjahr bei der Einwanderung. Die Ende Juni bis Anfang Juli in den Gezeitengräben angetroffenen Tiere sind fast nur Männchen, die noch mit der Betreuung der letzten Brut beschäftigt sind. Der größte Teil der Weibchen hat den Ort der Fortpflanzung zu dieser Zeit bereits verlassen.

In den Haffen der Ostsee treten die Stichlinge zur Frühjahrszeit während mancher Jahre in derartigen Massen auf, daß zeitweise eine industrielle Verwertung der Fische im Saisonbetrieb erfolgte (Fischmehl, Tran; Pillauer Stichlingsindustrie).

Nach übereinstimmenden Aussagen mehrerer seit langem im Unterelbegebiet ansässiger Berufsfischer scheint die Menge der ins Süßwasser eingewanderten Stichlinge in diesem Gebiet in früheren Jahren weitaus größer gewesen zu sein. Als Ursache des beobachteten Rückganges wird allgemein die zunehmende Abwasserverseuchung der Unterelbe angenommen (s. auch Kühl und Mann 1953). Dies gilt besonders für das Gebiet oberhalb Hamburgs. Die Fische überwinden die Schmutzwasserbarriere der Hamburger Abwässer nicht mehr in so großer Zahl.

4. Abwanderung der Jungfische aus dem Süß- und Brackwasser ins Meer

Im Laufe des Monats Juli erfolgt die Abwanderung der Hauptmasse der Jungfische, die sich bis in den August hinein erstrecken kann (leichte Verschiebungen entsprechend der etwas früheren bzw. späteren Ankunft der adulten Laichfische im Frühjahr können natürlich eintreten).

Wie die Abb. 8a und 8b (Längenverteilung der Jungfische) zeigen (s. auch Tabelle 10, im Anhang) verbleiben die Jungfische bis zu einer durchschnittlichen Länge von 18 mm in den Gezeitengräben, werden bei dieser Länge aber auch schon in größeren Schwärmen am Elbufer selbst angetroffen (Abb. 8c und 8d), haben also ihre eigentlichen Kinderstuben bereits verlassen. Daß die Jungfische die Gräben regelmäßig nach Erreichen dieser Größe verlassen, zeigen wiederholte Proben an demselben Fundort in Abständen von etwa 2 Wochen; die Durchschnittswerte dieser Längen bleiben ziemlich gleich.

Die Jungfische gelangen nun, teils durch aktive Eigenbewegung, teils durch die Strömung, elbabwärts und werden bei einer Durchschnittslänge von etwa 20 mm

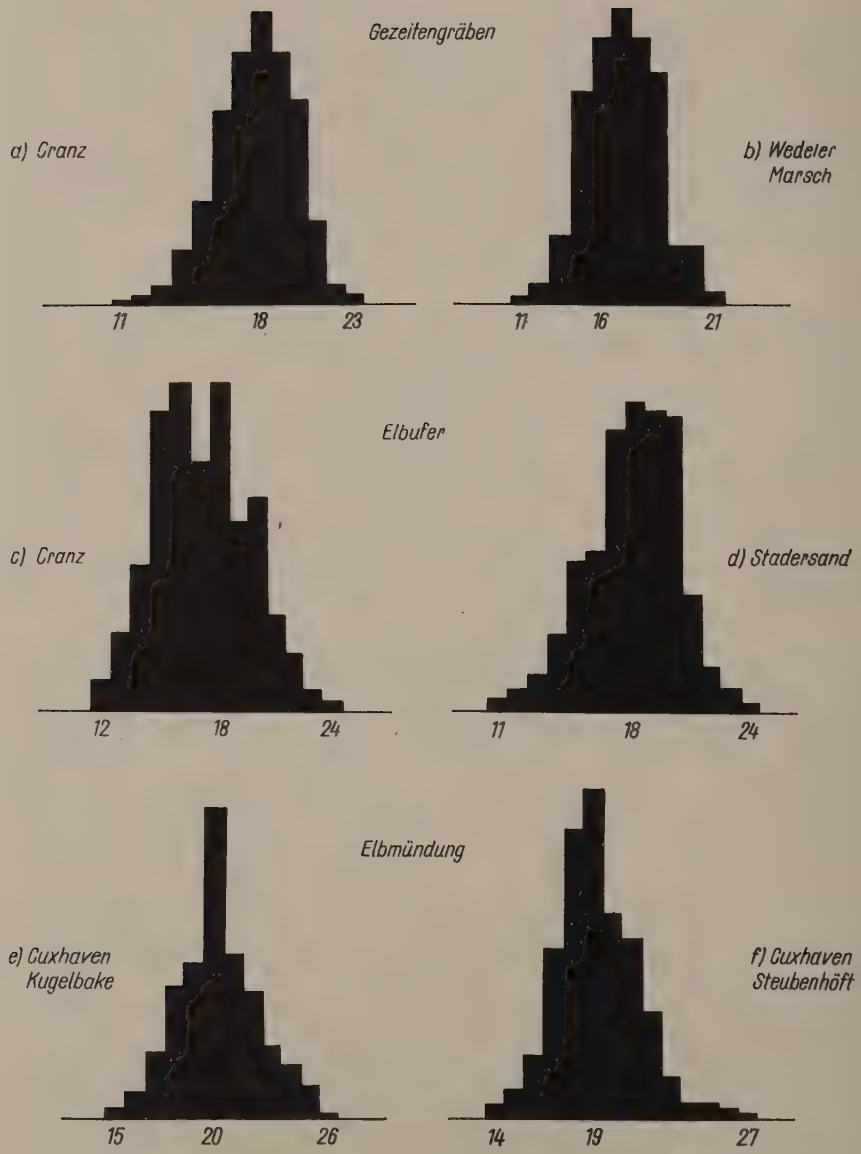


Abb. 8. *Gasterosteus aculeatus* juv., Misch-Populationen (Standardlänge).

in der Elbmündung angetroffen (Abb. 8e und 8f). Aus den dargestellten Längenverteilungen, welche zwei Proben entsprechen, beide aus der Elbmündung, aber in 4 Wochen Abstand genommen, geht hervor, daß die Fische bei Erreichen der Länge von 20 mm das Süßwassergebiet bereits verlassen haben.

Die Kausalanalyse der Wanderungen war nicht Gegenstand unserer Untersuchungen. Doch liegt es nahe, die Ursachen in einer veränderten Osmoregulation zu suchen. Untersuchungen zu dieser Frage (Gueylard 1924, Koch und Heuts 1942, Baggerman 1957) weisen in diese Richtung. Dabei scheint die Ausschüttung des Hormons der Thyreoidea eine nicht unwesentliche Rolle zu spielen. Baggerman (l. c.) konnte zeigen, daß Versuchstiere des Stichlings, die bei freier Wahl in einer Salinitätsorgel (0 bis 34‰) die höheren Salinitätsstufen bevorzugten, sogleich den Bereich niedriger Salinität aufsuchten, wenn ihnen vorher Thyroxin eingespritzt worden war. Damit ist der Einfluß dieses Hormons auf den osmotischen Haushalt erwiesen.

5. Neukonstituierung der Fortpflanzungsgemeinschaften im Frühjahr

Die Jungfische verlassen ihre Kinderstuben (Gezeitengräben und Nebenflüsse der Elbe) schon wenige Wochen nach dem Schlüpfen. Von einer Gewöhnung an die Heimatgewässer wie im Falle des ebenfalls anadromen Lachses zum Beispiel kann hier also keine Rede sein. Da sich die Tiere außerdem während des Winters an den Küsten sicherlich nicht in Schwärmen der jeweiligen Provenienzen zusammenhalten, sondern schon im Spätsommer beim Zusammentreffen der Jungfischschwärme im Elbeästuar eine allgemeine Mischung großen Ausmaßes zustande kommt, kann man die Fische eines Großteils der verschiedenen untersuchten Provenienzen gleichsam als Vertreter einer großen, panmiktischen Population auffassen, da trotz der zeitweiligen Zersplitterung der großen Laichfischschwärme in die einzelnen Fortpflanzungsgemeinschaften eine wirksame Isolation infolge der in jedem Spätsommer eintretenden Mischung aller Jungfische nicht erreicht wird.

Diese angenommene panmiktische Großpopulation wäre in ihrer Ausdehnung nicht unbedingt auf das Gebiet der Unterelbe beschränkt, da man die Möglichkeit eines weitgehenden Austausches mit den Fischen z. B. des Weser-, Jade- und Eidergebietes längs der Küsten zur Zeit des gemeinsamen Aufenthaltes im Meere (Herbst und Winter) in Rechnung stellen muß.

Aus dem vorangehenden wird auch die Tatsache verständlich, daß sich zwischen den untersuchten Populationen 3 bis 7 keine statistischen Unterschiede in den meristischen Merkmalen feststellen lassen (s. auch Kapitel X).

X. VARIABILITÄT DER MERISTISCHEN MERKMALE

1. Wirbelzahl

Nach Bertin (1925) soll für die Wirbelzahl der europäischen Stichlingspopulationen 1. ein geographischer Gradient Nord-Süd, 2. ein Gradient von hoher zu niedriger Salinität bestehen, in beiden Fällen im Sinne eines gleitenden Überganges in der zahlenmäßigen Ausprägung dieses Merkmals von höheren zu niedrigeren Werten.

Für eine sichere Beurteilung der ersten Behauptung ist Bertins Stationsnetz zu dünn, weil über einen relativ großen Raum verteilt; immerhin könnte sich bei vermehrtem Material die Richtigkeit seiner Annahme erweisen.

Da unser Untersuchungsgebiet im Elbegebiet nur einen eng begrenzten Raum in der gesamten Nord-Süd-Verbreitung der Art umfaßt, können unsere Ergebnisse zu dieser Frage keinen Beitrag leisten.

Anders verhält es sich dagegen bei der Beurteilung der zweiten Behauptung Bertins, welche nach unseren Untersuchungen an den Populationen im Gebiet der Unterelbe ganz gewiß nicht stimmt.

1. Bei einem Vergleich der Wanderpopulationen (Zugang zum Salzwasser) mit den isolierten Süßwasserpopulationen stellt sich heraus, daß gerade diese letztere Gruppe (mit Ausnahme der Station 10) statistisch gesichert höhere Wirbelzahlen aufweist (Tabelle 12, Anhang; s. auch Heuts 1947a).

2. Vergleicht man die Mittelwerte der einzelnen Populationen innerhalb dieser beiden Gruppen untereinander, so erweist sich auch in dem meristischen Merkmal der Wirbelzahl die Gruppe der Wanderform (Mischpopulationen) als sehr einheitlich (s. auch Kapitel VIII und IX). Zwischen sämtlichen Populationen der Wanderform lassen sich statistisch gesicherte Unterschiede in der Wirbelzahl nicht errechnen. Die beste Erklärung dieser Tatsache ist auch hier wieder die Annahme eines Ursprungs der Fische dieser das Süßwasser wieder besetzenden Populationen aus einem sehr großen, gemeinsamen marinen Individuenbestand des Vorjahres.

3. Innerhalb der Gruppe der isolierten, stationären *leiurus*-Populationen bestehen dagegen, um einige Beispiele zu geben, statistisch gesicherte Unterschiede zwischen den Stationen 9a und 11, 9a und 11a, 10 und allen übrigen Stationen dieser Gruppe, 11a und 12.

Zur Erklärung dieser Tatsache kann man zweierlei Ursachen annehmen:

a) die von Station zu Station unterschiedlichen Umweltbedingungen, die allerdings so ausgeprägte Unterschiede wie zwischen den Populationen 9a und 10 zum Beispiel nicht ganz ausreichend erklären;

b) die Annahme genotypischer Unterschiede.

Falls dies zutrifft, möchte man darin eine weitere Bestätigung für den Vorgang der polytopen Abzweigung dieser *leiurus*-Populationen mittels Isolation sehen, wie er in einem späteren Kapitel ausführlicher besprochen werden wird. Bei diesem Vorgang erhielten dann die einzelnen Lokalitäten etwas abweichende Genotypen. Durch andere Erklärungsversuche wird jedenfalls die völlig unregelmäßige Verteilung dieser so unterschiedlichen Mittelwerte erheblich schwerer verständlich.

Geschlechtsunterschiede in der Wirbelzahl sind statistisch weder bei der Wanderform noch bei der stationären *leiurus*-Form nachzuweisen.

2. *Strahlenzahl in D_2 und A_2*

1. Eindeutig höhere Mittelwerte bei der Wanderform gegenüber der stationären Süßwasserform bei einem Vergleich der Gesamtheit dieser beiden Gruppen lassen sich im untersuchten Gebiet nicht nachweisen (Tabelle 12, Anhang; s. auch Bertin, l. c., und Heuts, l. c.).

2. Bei einem Vergleich der Variabilität innerhalb der beiden Gruppen kommt man jedoch zu einem analogen Ergebnis wie im Falle der Wirbelzahlen (der Index der Variabilität scheint allerdings etwas größer zu sein):

Auch die Untersuchung der Weichstrahlenzahl in D_2 und A_2 ergibt für die Wanderform eine größere Einheitlichkeit, während sich, genau wie im Falle der Wirbelzahlen, zwischen den stationären Süßwasserpopulationen statistisch gesicherte Unterschiede in einigen Fällen nachweisen lassen.

Als Erklärung dieser Tatsache gilt dasselbe wie im Falle der Wirbelzahlen, mit dem Zusatz jedoch, daß eine größere Umweltabhängigkeit in der Variabilität dieser meristischen Merkmale und ein größerer Variabilitätsindex angenommen werden müssen, was ja für viele Fischarten seit langem als bewiesen gilt.

Es muß auf eine Besonderheit, nämlich das Auftreten von statistisch gesicherten Geschlechtsunterschieden in der Strahlenzahl der Analen (Tabelle 12, Anhang) hingewiesen werden. Im Falle der Wanderform ist der Unterschied in allen Populationen gesichert, während dies bei den stationären Süßwasserformen nur für einen Teil gilt.

Eine weitere Kontrolle betraf die Veränderungen in zwei aufeinanderfolgenden Jahren: Station 9 und 11 bzw. 9a und 11a.

Während in 11 und 11a z. B. statistisch gesicherte Unterschiede in D_2, A_2 und Vert.-S. nicht nachzuweisen sind, ist dieses in 9 und 9a aber für A_2 und Vert.-S. durchaus der Fall (analoge Befunde bei Hubbs 1922, 1923).

Dieses Ergebnis stellt zugleich den Wert der von Heuts (l. c.) mitgeteilten Zahlen etwas in Frage, da er, wie schon in Kapitel VII bemerkt, seine Mittelwerte für D_2, A_2, Vert.-S. (ebenso wie für die Länge) aus Individuen verschiedener Altersklassen berechnet hat.

Abschließend läßt sich sagen, daß auch bei den hier untersuchten Merkmalen die Anteile von Genotyp einerseits und Umwelt andererseits als Ursachen der phänotypischen Ausprägung nicht klar gegeneinander abzugrenzen sind. Wir möchten in diesem Zusammenhang auf die klassischen Arbeiten von J. Schmidt (1917—1923, an *Lebistes*, *Zoarces* und *Salmo trutta*) und Taning (1944) an *Salmo trutta* verweisen, aus denen dieser Sachverhalt auf Grund experimenteller Untersuchungen klar hervorgeht.

XI. DIE VARIABILITÄT DER KNOCHENBESCHILDERUNG

Im Jahre 1925 erschien von Bertin eine umfangreiche Arbeit über die Gasterosteiden, in welcher sich dieser Autor u. a. auch mit der Variabilität der Knochenbeschilderung und anderen meristischen Merkmalen auseinandersetzt (eine Notiz von Boulenger 1893 hierüber hatte bis dahin keine Beachtung gefunden). Bertins Schlußfolgerungen aus seinen (übrigens anfechtbaren) biometrischen Untersuchungen sind stark von seiner lamarckistischen Konzeption beeinflußt. Er behauptet:

1. Einen gleitenden Übergang von reinen *trachurus*-Populationen im Norden Europas (Skandinavien) über *semiarmatus*- in die *leiurus*-Populationen im Süden (Süditalien und Algier) im Sinne einer ständigen Abnahme der Schilderzahl;

2. einen gleitenden Übergang von *trachurus* in *leiurus* entsprechend einer Stufenfolge von hoher zu niedriger Salinität, ebenfalls im Sinne einer Abnahme der Schilderzahl.

Dabei sollen die Stichlinge in der Lage sein, prinzipiell jeden Typ der Beschilderung auszubilden, wenn sie nur in die entsprechende Umgebung gelangen.

Um Wiederholungen zu vermeiden, sei auf die ausführliche Kritik der Arbeit von Bertin bei Heuts (1947a) verwiesen, welcher die völlige Unhaltbarkeit der Thesen Bertins gezeigt hat. Wie die im folgenden angeführten Untersuchungen im Gebiet der Unterelbe und außerdem die Ergebnisse von Heuts dartun, kann von einem gleitenden Übergang, etwa einem „cline" im Sinne Huxleys, überhaupt keine Rede sein.

Zu diesem Ergebnis gelangt man bei Durchsicht der Tabellen Bertins; danach ist es ganz unverständlich, wie dieser Autor zu seiner Behauptung kommen konnte, die im offenen Widerspruch zu seinem eigenen Zahlenmaterial steht.

Bei den Untersuchungen im Gebiet der Unterelbe muß wieder zwischen den Mischpopulationen und den *leiurus*-Populationen unterschieden werden.

1. Mischpopulationen

Abb. 9A und 9B zeigen vergleichend die Variabilität in einigen der untersuchten Misch- bzw. *leiurus*-Populationen. Bei Betrachtung der Schilderverteilung in den

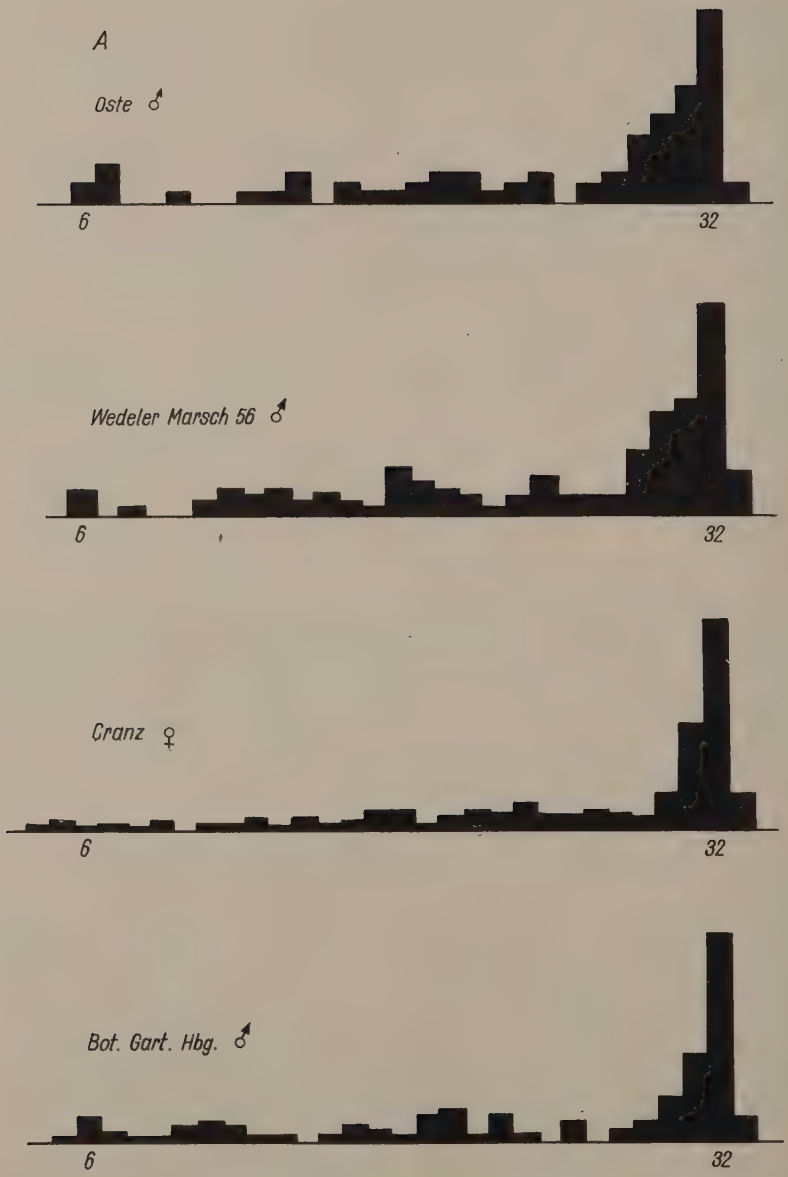


Abb. 9A. Verteilung der Knochenschilder, Misch-Populationen.

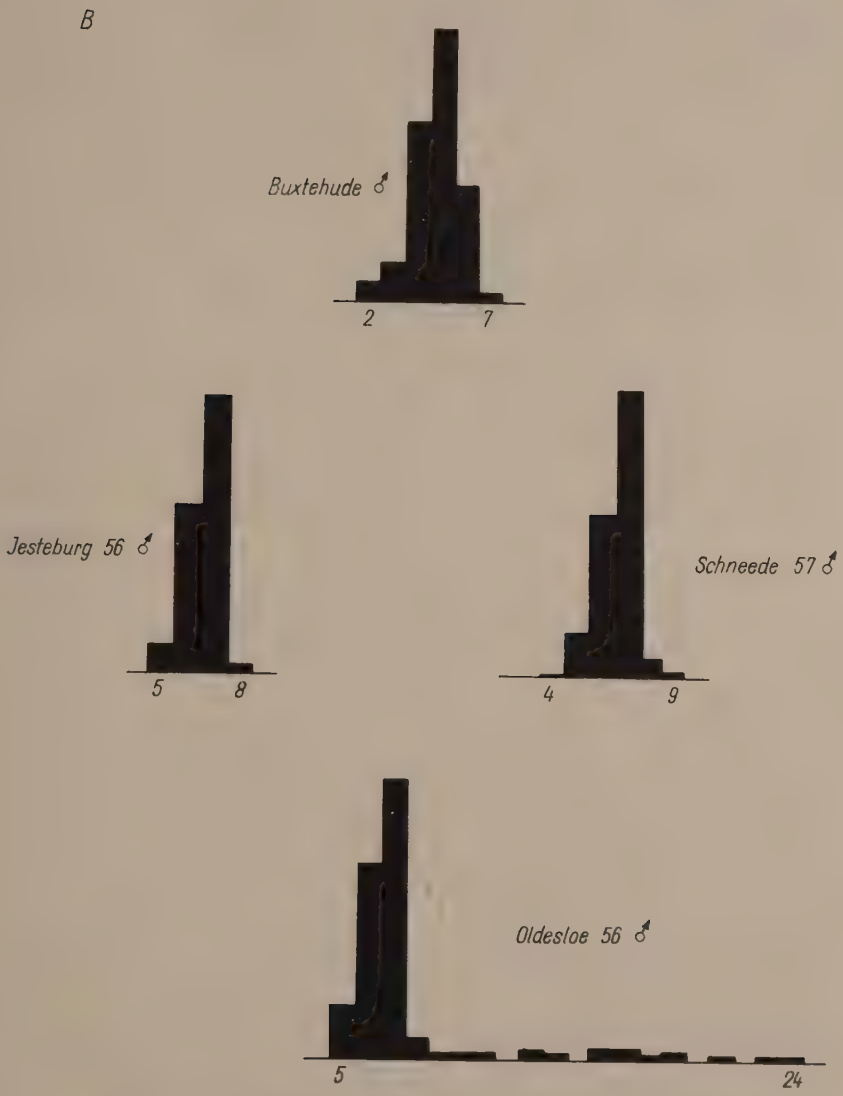


Abb. 9B. Verteilung der Knochenschilder, *leiurus*-Populationen.

Mischpopulationen fällt sofort auf, daß es sich hier in keiner Weise um eine Normalverteilung dieses morphologischen Merkmals handeln kann[1]).

Bei Betrachtung der prozentualen Häufigkeit der drei Beschilderungsformen in den Mischpopulationen im Gebiet der Unterelbe ist in allen Fällen ein gut umschriebener *trachurus*-Anteil von etwa 29 bis 33 Schildern abzugrenzen. Daneben tritt in allen Populationen ein *semiarmatus*-Anteil mit 9 bis 28 Schildern auf, schließlich einige wenige Exemplare, die in dem Bereich liegen, welcher die Variabilität der *leiurus*-Populationen kennzeichnet; dieser letzte Bereich ist zahlenmäßig schwach ausgeprägt, jedoch stets vorhanden.

In der folgenden Tabelle 3 sind in den Spalten 1 und 2 die *trachurus*- und *semiarmatus*-Anteile der jeweiligen Mischpopulationen eingetragen und in Spalte 3 das aus diesen Werten berechnete Verhältnis *trachurus/semiarmatus* (eingeklammerte Zahlen in Spalte 3: Verhältnis *trachurus/semiarmatus* + *leiurus*):

Tabelle 3. Knochenbeschilderung in Mischpopulationen der Unterelbe

Nr. der Station	*trachurus*-Anteil		*semiarmatus*-Anteil		Verhältnis *trachurus/semiarmatus*	
2	23	33	17	35	1,35 (1,15)	0,94 (0,89)
3	50	41	30	46	1,66 (1,39)	0,89 (0,84)
4	39	62	36	23	1,08 (1,03)	2,70 (2,21)
5	84	34	59	36	1,42 (1,33)	0,94 (0,89)
5a	86	114	52	81	1,65 (1,59)	1,41 (1,34)
6	50	159	26	86	1,92 (1,85)	1,85 (1,69)
7	32	71	36	35	0,89 (0,73)	2,03 (1,73)
8	78	98	44	48	1,77 (1,50)	2,04 (1,92)
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀

Wie aus den Verhältniszahlen der Spalte 3 der Tabelle hervorgeht, wechseln die Anteile von *trachurus* und *semiarmatus* von Station zu Station sowohl für die Männchen als auch für die Weibchen, außerdem, wie der Vergleich von 5 und 5a zeigt, von Jahr zu Jahr in demselben Biotop.

Eine Gesetzmäßigkeit 1. in der räumlichen Verteilung der Verhältniszahlen etwa in Form eines Gradienten von der Elbmündung flußauf, 2. bei einem Vergleich der Werte von Männchen und Weibchen läßt sich aus den Zahlen der Tabelle nicht erschließen.

Wie aus dem folgenden hervorgehen wird, sind die unterschiedlichen Frequenzen der einzelnen Beschilderungsformen in den angeführten Stationen das Resultat einer rein zufallsmäßigen Verteilung der Fische aus den großen Laichschwärmen des Frühjahrs auf eben diese Stationen.

In der Spalte II der Tabelle 4 sind die Frequenzen der Beschilderungsformen sämtlicher untersuchter Mischpopulationen (Männchen + Weibchen) aus dem Gebiet der Unterelbe (ausschließlich Station 8) zusammengefaßt. Das Ergebnis einer Errechnung der Prozentanteile (auf ganze Zahlen abgerundet) von *trachurus*, *semiar-*

[1]) Eine echte Mittelbildung nebst Errechnung von Mittelfehler und Standardabweichung ist aus den schon in Kapitel IV angeführten Gründen bei der vorliegenden Verteilungsform natürlich nicht möglich. Die nur zur Orientierung angegebenen „Mittelwerte" in Tabelle 11 (Anhang) sind also mit der obigen Einschränkung zu lesen.

Tabelle 4. Frequenzen der Beschilderung in Mischpopulationen. Vergleich eigener Messungen (II) mit Heuts 1947a (III)

Schilder	Frequenzen		Schilder	Frequenzen		Schilder	Frequenzen	
I	II	III	I	II	III	I	II	III
4	2	6	15	26	51	26	40	41
5	11	21	16	28	28	27	44	44
6	25	51	17	41	27	28	50	58
7	33	70	18	35	58	29	86	46
8	10	23	19	46	88	30	137	104
9	7	13	20	49	39	31	244	191
10	10	8	21	45	96	32	436	278
11	15	27	22	50	43	33	75	150
12	20	31	23	35	90	34	1	51
13	30	25	24	46	90	35		16
14	25	36	25	43	69	36		1

matus und *leiurus* enthält die 1. Querreihe der Tabelle 5 (in Klammern: absolute Anzahl der Individuen). Ein Jahr später wurde von den Stationen 1 bis 7 eine einzelne (Station 6, Cranz) ausgewählt, in der eine zahlenmäßig sehr umfangreiche Probe entnommen wurde. Die prozentuale Zusammensetzung ist in der 2. Querreihe der Tabelle 5 eingetragen. Ein Vergleich von Querreihe 1 und 2 zeigt eine recht gute Übereinstimmung der Prozentsätze der drei Beschilderungsformen.

Eine einzelne Population gleicht also, bei hinreichend großer Individuenzahl der Probe ($n = 985$) und damit Ausschaltung aller Zufälligkeiten, in ihrer prozentualen Zusammensetzung fast genau der großen elbaufwärts wandernden Mutterpopulation des Frühjahrs, aus welcher sie sich ja abspaltet. Damit ist der Nachweis einer rein zufallsmäßigen Verteilung der Fische auf die einzelnen Stationen im Frühjahr erbracht.

Tabelle 5. Durchschnittliche prozentuale Zusammensetzung der Mischpopulationen aus den drei Beschilderungsformen im Gebiet der Deutschen und Flämischen Bucht

		trachurus	*semiarmatus*	*leiurus*
1	Unterelbe; 1956, 1957; Station 1 bis 7	55 (979)	40 (685)	5 (81)
2	Unterelbe; 1958; Station 6	54 (533)	41 (403)	5 (49)
3	Elbmündung; 1956; Cuxhaven	54 (270)	42 (213)	4 (21)
4	Jadebusen; 1956; Varel	53 (948)	41 (744)	6 (81)
5	Flämische Bucht (Heuts 1947a)	42 (837)	49 (962)	9 (171)

Ein Unterschied in den Prozentsätzen hinsichtlich der beiden Geschlechter ist nicht festzustellen, wie aus folgendem Vergleich hervorgeht (Material aus Station 6, 1958):

	trachurus	*semiarmatus*	*leiurus*
Männchen . . .	54,3 (208)	40,8 (158)	4,9 (19)
Weibchen . . .	54,1 (325)	40,9 (245)	5,0 (30)

Ergänzende Daten liefern die Querreihen 3 und 4 der Tabelle 5, welche die weitgehende Einheitlichkeit der prozentualen Verteilung im Gebiet der Deutschen Bucht (mindestens bis zum Jadebusen) bestätigen.

Auch in zeitlicher Hinsicht kann eine weitgehende Konstanz der Beschilderung angenommen werden. Die Daten der Querreihen 1 bis 3 der Tabelle 5 erstrecken sich über einen Zeitraum von 3 Jahren (1956 bis 1958).

Ergänzendas Material findet sich bei Heincke (1878) für die Kieler Bucht (Tabelle 6). Die Prozentwerte sind hier zwar andere, eine gewisse zeitliche und räumliche Konstanz wird aber auch hier deutlich.

Tabelle 6. Prozentuale Zusammensetzung von Mischpopulationen aus der Kieler Bucht (nach Heincke 1878)

	Anzahl	*trachurus*	*semiarmatus* + *leiurus*
Kieler Hafen; November 1875	2250	92,0%	8,0%
Kieler Hafen; Februar 1876	3428	88,6%	11,4%
Kieler Hafen; Mai bis Juni 1876 .	465	89,3%	10,7%
Kiel, Süßwasser in Verbindung mit Ostsee; März 1876	1056	91,5%	8,5%
	250	89,2%	10,8%

Der Anteil der *trachurus*-Fische im Gebiet der Unterelbe ist also höher als derjenige der *semiarmatus*-Fische. Reine *trachurus*-Populationen, wie sie aus nördlicheren Regionen bekannt sind (s. Karte 2), werden im Gebiet der Unterelbe nicht gefunden. Reine *semiarmatus*-Populationen sind in dem untersuchten Gebiet bisher nicht festgestellt worden.

Die Ergebnisse unserer Untersuchungen im Unterelbegebiet werden bestätigt durch die Untersuchungen von Heuts (1947a) an Populationen in Belgien. Auch dort ergibt sich ein ähnliches Bild in der Zusammensetzung der Proben aus den drei Beschilderungsformen, die Zahlenverhältnisse sind allerdings gegenüber der Deutschen Bucht zugunsten des *semiarmatus*-Anteils und ebenso des *leiurus*-Anteils verschoben (Tabelle 5, Querreihe 5). Reine *semiarmatus*-Populationen fehlen auch dort mit einer Ausnahme; wie im Gebiet der Deutschen Bucht werden *semiarmatus* sonst nur als Teil der Misch- bzw. als geringer Prozentsatz der *leiurus*-Populationen angetroffen.

2. *leiurus*-Populationen

Die von uns untersuchten *leiurus*-Populationen weisen einen völlig anderen Modus der Schilderverteilung auf (Abb. 9B). Die Werte von 3 bis 8 Schildern gruppieren sich hier in Form einer Normalverteilung um einen Mittelwert, eine statistische Auswertung hat infolgedessen durchaus ihre Berechtigung.

Wie aus Tabelle 11 (Anhang) ersichtlich, können diese Mittelwerte von Station zu Station während zweier aufeinanderfolgender Jahre etwas schwanken (Populationen 9, 11, 12). Die Ursachen hierfür dürften in den von Ort zu Ort und von Jahr zu Jahr wechselnden Umweltbedingungen zu suchen sein.

In den südlichen Regionen Europas beobachtet man innerhalb der *leiurus*-Form eine Verschiebung des Mittels zu niedrigeren Werten mit zunehmender Temperatur in einem geographischen Gradienten, wie aus dem Material Bertins (1925) hervorgeht. Dieser Sachverhalt tritt natürlich innerhalb derselben geographischen Breite (wie z. B. in dem von uns untersuchten Gebiet) nicht in Erscheinung.

Hin und wieder werden auch *leiurus*-Populationen angetroffen, in denen noch ein gewisser, nicht sehr hoher Prozentsatz an *semiarmatus*-Tieren auftritt: Station 9 (9a) (ferner Bertin, Heuts, l. c.).

Zur Ausbildung der Beschilderung bei den drei Formen sei noch hervorgehoben, daß diese bei der *trachurus*- und *leiurus*-Form durchweg regelmäßig-symmetrisch erfolgt, indem linke und rechte Körperseite die gleiche Anzahl von Schildern tragen. Bei der *semiarmatus*-Form dagegen treten in größerem Prozentsatz zahlenmäßige Asymmetrien auf, wie schon BERTIN (l. c.) bemerkt; zahlenmäßige Unterschiede von 10 Schildern auf linker und rechter Körperseite als Extrem werden hin und wieder gefunden. Unterschiede geringeren Ausmaßes sind aber häufiger. Es liegt nahe, auf Grund dieses Befundes eine gewisse genetische Instabilität dieser Form anzunehmen.

Wie aus einem Vergleich der Daten aus der Stationsliste (S. 328) mit den in Kapitel VI hervorgehobenen Tatsachen hervorgeht, gehören (mit der einen Ausnahme der Station 8) alle Mischpopulationen zu den Stationen, welche direkten Zugang zur Elbe und damit zum Meere aufweisen.

Alle angeführten *leiurus*-Populationen dagegen leben in isolierten Gewässern, bei denen heute keine Möglichkeit einer Zuwanderung von Fischen aus dem Stamm der Mischpopulationen der Elbe besteht (s. hierzu Kapitel XII).

3. *Beschilderung und Einwanderung ins Süßwasser bei den Mischpopulationen der Deutschen Bucht*

Um festzustellen, ob Zusammenhänge zwischen dem Zeitpunkt der Einwanderung ins Süßwasser und der Beschilderung bestehen, wurden in der Elbmündung und im Jadebusen während des Frühjahrs 1956 in regelmäßigen Abständen von einer halben Woche Proben aus den dort aufgestellten Reusen entnommen (Tabelle 7).

Tabelle 7. Mischpopulationen aus Elbmündung und Jadebusen, Frühjahr 1956

Elbmündung (Reusen des Fischermeisters FESTER) (15. April bis 15. Mai 1956)

Nr. der Probe	*trachurus*	*semiarmatus*	*leiurus*
1	25	21	
2	22	21	3
3	53	39	5
4	45	40	2
5	39	23	5
6	44	38	2
7	11	7	2
8	31	24	2
Summe	270	213	21

Jadebusen (Varel, Reusen des Fischermeisters LÜHKEN) (25. März bis 15. April 1956)

Nr. der Probe	*trachurus*	*semiarmatus*	*leiurus*
1	127	102	15
2	143	104	7
3	106	102	6
4	118	100	6
5	101	81	9
6	108	90	6
7	87	65	14
8	158	110	18
Summe	948	744	81

Eine Korrelation zwischen der Beschilderung und dem Zeitpunkt der Einwanderung besteht nach diesen Befunden nicht.

XII. DIE GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG DER DREI BESCHILDERUNGSFORMEN *TRACHURUS*, *SEMIARMATUS* UND *LEIURUS* IN EUROPA

Die Karte 2 zeigt die geographische Verbreitung der *trachurus*-, Misch- und *leiurus*-Populationen in Europa nach Maßgabe der bisher verfügbaren Daten.

Diese Daten sind allerdings nicht immer umfangreich. Die Mehrzahl der bisherigen Verbreitungsangaben weisen in bezug auf die Verteilung der verschiedenen Beschilderungsformen leider den Mangel auf, daß genaue Angaben über die Herkunft aus Meer-, Brack- oder Süßwasser oft fehlen;

Karte 2: Verbreitung von *Gasterosteus aculeatus* in Europa.

fast niemals aber wird vermerkt, ob bei den Süßwasserpopulationen eine geographische Isolation vom Meere besteht oder nicht. Gerade diese Angaben wären im Hinblick auf die vorliegende weiter unten eingehend besprochene Problematik jedoch die wertvollsten, und wir möchten an dieser Stelle das Augenmerk späterer Untersucher auf diesen wichtigen Punkt lenken.

Verwertet wurden außer den Ergebnissen unserer eigenen Untersuchungen sämtliche erreichbaren und brauchbaren Angaben aus der bisherigen Literatur; ferner stand mir ein umfangreiches Material aus dem British Museum (Natural History) leihweise zur Verfügung, für dessen bereitwillige Überlassung ich Frau Dr. E. Trewavas vom British Museum an dieser Stelle meinen ergebensten Dank sage.

1. trachurus-Populationen

Es handelt sich hier um Populationen, welche ausschließlich aus der *trachurus*-Form bestehen. Das marine Verbreitungsgebiet reicht vom Weißen Meer über das Nordkap, entlang der gesamten norwegischen Küsten bis in den Oslofjord; außerdem an den Küsten Islands; Färöer, Shetlands, Orkneys, Hebriden, schottische Küsten; ferner in der gesamten Ostsee mit Ausnahme der Westküsten. Eine scharfe Abgrenzung eng umschriebener Populationen in den angeführten Regionen ist nicht möglich; mit einer zumindest teilweisen Vermischung jeweils benachbarter Populationen muß gerechnet werden.

Wo in den obengenannten Gebieten größere Flüsse eine Wanderung binnenlands gestatten, z. B. im Ostseeraum (Systeme der Oder und Weichsel), wird die *trachurus*-Form, als anadromer Laichwanderer, auch relativ weit landeinwärts angetroffen, hält sich möglicherweise auch außerhalb der Fortpflanzungszeit hier auf.

Ohne Zusammenhang mit diesen nördlichen Regionen findet sich ein zweites geschlossenes Verbreitungsgebiet reiner *trachurus* längs der Küsten des Schwarzen Meeres.

Zur eigenen Untersuchung gelangte Material von der Westküste (Gebiet des Donaudeltas), welches mir Dr. M. Bacescu (Museum Gr. Antipa, Constanza) freundlicherweise überließ, ferner Material von der Südküste aus dem Hydrobiologischen Institut in Istanbul, welches mir Prof. Dr. C. Kosswig dankenswerterweise zur Verfügung stellte (Carsamba: Bafra Liman gölü; Bafra Balik gölü; Balta Liman, Bosporus).

Schon die älteste Literatur zitiert aus dem Gebiet des Schwarzen Meeres nur *trachurus*, und noch niemals sind von hier *semiarmatus*[1]) oder gar *leiurus* beschrieben worden. Der Ausbildungsgrad der Knochenschilder der *trachurus* aus diesem Gebiet ist etwas schwächer als im hohen Norden und entspricht etwa demjenigen aus dem Gebiet der Unterelbe. Wie hier sind die Schilder zwar kontinuierlich von der Pektoralbis zur Kaudalregion ausgebildet, stehen jedoch im Vergleich zu den *trachurus* des hohen Nordens etwas lockerer.

Die von Antipa (1909) als *forma pontica* beschriebenen Vertreter von *G. aculeatus* aus dem System des nur schwach brackigen Razelm (Westküste), die sich durch einen im Vergleich zur gewöhnlichen *trachurus*-Form relativ noch schwächeren Ausbildungsgrad der Beschilderung auszeichnen, lassen sich kaum systematisch in irgendeiner Weise abtrennen, sondern müssen als durch Süßwassereinflüsse modifizierte *trachurus* aufgefaßt werden, ein völliger Abschluß vom Brackwasser des Schwarzen Meeres besteht denn auch nicht.

[1]) Einzige bisher bekannte Ausnahmen:
1. Eine *trachurus/semiarmatus*-Mischpopulation (ohne *leiurus*!) im Techirghiol-See an der rumänischen Westküste des Schwarzen Meeres.
2. Ein *semiarmatus*-Exemplar aus dem Iznik-See (Süßwasser) im Marmara-Gebiet.

Während *G. aculeatus* (als *leiurus*) längs der Mittelmeerküsten nur sporadisch in nie sehr großen Populationen vorkommt (s. unten), tritt die Art an manchen Stellen der Schwarzmeerküsten, z. B. in den Kubanhaffen, in derartigen Individuenzahlen auf, daß eine wirtschaftliche Ausnutzung (Tran, Fischmehl, ähnlich wie früher an der damaligen ostpreußischen Küste) erfolgt.

Von den Küsten aus findet, besonders zur Laichzeit, auch ein Aufsteigen in die unteren Teile der Flüsse statt, z. B. Don, Kuban, Dnepr, Dnestr, Seim, Psiol (in der Karte nicht eingetragen, um die Übersicht nicht zu stören).

G. aculeatus repräsentiert im Schwarzen Meer ein boreo-atlantisches Element, wie auch z. B. *Sprattus*, *Odontogadus* und *Pleuronectes*. Über das historische Zustandekommen dieses Verbreitungsbildes s. Kapitel XIV).

2. *Mischpopulationen*

Im Anschluß an das Verbreitungsgebiet der reinen *trachurus* im Norden erstreckt sich dasjenige der Mischpopulationen längs der auf der Karte 2 gestrichelten Küsten. Es umfaßt die dänischen und deutschen Ost- und Nordseeküsten, die deutschen, holländischen, belgischen, französischen und englischen Nordseeküsten, ferner die westenglischen und einen Teil der irischen Küsten.

Reine *trachurus*-Populationen werden in diesem Gebiet nicht angetroffen (einzige bisher bekannte Ausnahme bei Bertin 1925), die Populationen setzen sich aus *trachurus*, *semiarmatus* und *leiurus* in wechselnden Prozentsätzen zusammen. Eine gewisse Gesetzmäßigkeit in der geographischen Verteilung ist unverkennbar. Auf der Karte 2 ist eine Einteilung in 4 Gebiete vorgenommen:

A. Westliche Ostsee	70 bis 90 % *trachurus*
B. Deutsche Bucht	etwa 55 % *trachurus*
C. Flämische Bucht	etwa 40 % *trachurus*
D. Westausgang des Kanals	etwa 20 % *trachurus*

Im gesamten Gebiet läßt sich nun eine Abnahme der *trachurus*, verbunden mit einer entsprechenden Zunahme der *semiarmatus* und *leiurus*, von A über B und C zu D beobachten. Die angegebenen Prozentsätze sind für B und C hinreichend gesichert, für A und D jedoch noch mit einigen Vorbehalten zu nehmen, da hier Untersuchungen an größerem Material und von zahlreicheren Fundorten noch ausstehen. Eine Interpretation dieses Verbreitungsbildes wird in Kapitel XIV versucht.

Wie schon für das Gebiet der reinen *trachurus*-Populationen ausgeführt, ist ein weitgehender Austausch benachbarter Populationen längs der Küsten, besonders zur Winterszeit, möglich (s. auch Kapitel IX). Im gesamten Gebiet erfolgen zur Frühjahrszeit ausgedehnte Laichwanderungen mehr oder weniger weit die Flüsse hinauf. Das Verbreitungsgebiet der Mischpopulationen erstreckt sich also, zumindest periodisch, auch relativ weit in die Unterläufe der Flußsysteme des Binnenlandes hinein, welche ja von den Küsten aus leicht erreichbar sind (auf der Karte 2 zur Vermeidung von Unübersichtlichkeit nicht mit eingetragen).

3. *leiurus-Populationen*

a) Gesamtverbreitung

Der *leiurus*-Typ ist die Süßwasser- und Binnenlandform von *G. aculeatus*. Naturgemäß existiert im Süßwasser kein zusammenhängendes Verbreitungsgebiet, wie wir es etwa für die *trachurus*- und Mischpopulationen längs der Meeresküsten konstatiert hatten. Ursache ist hier die geographisch bedingte Aufsplitterung und Isolie-

rung der Süßwassersysteme voneinander, eine Tatsache, wie sie auch aus der übrigen Süßwassertierwelt als zoogeographisch wirksamer Faktor bekannt ist.

So ist denn auch auf der Karte 2 eine andere Form der Darstellung gewählt worden. Die in Wahrheit in der Natur vorliegende, punktförmige Verbreitung der *leiurus*-Form ließ sich als solche am richtigsten in einer entsprechenden Darstellungsweise zum Ausdruck bringen. Immer handelt es sich nämlich um geographisch eng umschriebene, voneinander isolierte Populationen.

Die Tatsache des überwiegenden Auftretens der *leiurus*-Form einmal im Binnenland, zum anderen vorherrschend in den südlichen Breiten Europas, ist als solche wohl schon seit längerer Zeit bekannt gewesen, genaue Erhebungen über die tatsächliche Ausdehnung des Verbreitungsgebietes jedoch wurden bisher nicht angestellt. Dieses sei, soweit zur Zeit möglich, im folgenden unternommen.

b) Mittelmeergebiet

Dieses Gebiet ist gekennzeichnet durch das nur recht sporadische Auftreten der *leiurus*-Form. Man erkennt außerdem deutlich: mit Ausnahme der Poebene, welche das einzige Alluvionsgebiet größerer Ausdehnung im Mittelmeerraum darstellt (außer dem Nildelta), erfolgt an keiner Stelle ein weiteres Eindringen ins Binnenland; die bisher bekannten Vorkommen sind ausnahmslos auf Küstennähe beschränkt. Die Erklärung erscheint nicht schwierig: die felsigen Küsten und das weitgehende Fehlen von Flachlandgebieten mit ausgedehnten Flußsystemen setzen dem weiteren Eindringen ins Binnenland eine unüberwindliche Schranke.

Besonders spärlich sind die Angaben bisher aus dem Gebiet der Ostküste der Adria (Karaman 1928 für Jugoslawien; Stephanides 1939 für Griechenland) und den östlichen Küsten des Mittelmeers. Die einzigen Angaben aus letzterem Gebiet sind diejenigen von Gruvel (1931) aus einem küstennahen Fluß (Nahr el Sourit) in Syrien und von Kosswig (1954) aus einem kleinen, küstennahen Flüßchen in einem jungen Alluvionsgebiet geringer Ausdehnung in der südwestlichen Türkei bei Marmaris).

Inwieweit durch künftige ausgedehntere Untersuchungen in diesen Regionen das Verbreitungsbild im Sinne einer Verdichtung zu ergänzen sein wird, muß abgewartet werden.

c) West- und Mitteleuropa

Die Verbreitung der *leiurus*-Form im Binnenland ist hier, soweit nicht gebirgige Gegenden einem Vorkommen entgegenstehen, relativ dicht und ausgedehnt in Frankreich, Belgien, Holland und Nordwestdeutschland. Stets aber liegen die Fundorte in der Nähe von größeren oder kleineren Flußsystemen, so daß hier bis heute noch der Weg der ursprünglichen Einwanderung verfolgt werden kann, der eben auf dem Wege über diese Wasseradern erfolgt sein muß (s. auch Kapitel XIV).

Nach meinen Untersuchungen an dem Material aus dem British Museum sind die Verbreitungsverhältnisse der einzelnen Beschilderungsformen in England und Irland analog zu denen auf dem Kontinent, nämlich Mischpopulationen an den Küsten *leiurus*-Populationen im Binnenland. Schon 1841 schrieb Thompson: „The *G. leiurus* would seem to be the most common freshwater stickleback in Ireland."

Wenn auf der Karte innerhalb der hier angeführten Gebiete, abgesehen von Gebirgsgegenden und Hochplateaus, größere Verbreitungslücken zu erkennen sind, so liegt das zum Teil einfach darin begründet, daß mangelhafte Untersuchungen vorliegen. In Süddeutschland hält sich das Auftreten von *G. aculeatus* (in der *leiurus*-Form) an die Systeme von Rhein, Main und Neckar.

Das ursprüngliche Fehlen von *G. aculeatus* im Donausystem kann als ziemlich sicher angenommen werden (Interpretation s. Kapitel XIV). Die wenigen heute bekannten

Fundorte konzentrieren sich alle um die Gegend von München und das Isarsystem (Freising; Dachauer Moos; Feldmoching bei München; Landshut; Straubing/Donau, also unweit der Isarmündung). Sie sind mit Sicherheit das Ergebnis künstlicher Aussetzung (Hofer 1909), die etliche Jahrzehnte zurückliegt.

d) Nördliche Regionen

Entgegen der kritiklos immer wieder übernommenen Behauptung Bertins (l. c.), nach der die *leiurus*-Form in nördlichen Breiten gänzlich fehlen soll, sei an dieser Stelle die Aufmerksamkeit auf das tatsächliche, mehrfach nachgewiesene Auftreten von *leiurus*-Populationen in diesen Regionen gerichtet.

Bis zum heutigen Tag sind *leiurus*-Populationen in den nördlichen Breiten von Grönland und Norwegen bis zur Küste Westfrankreichs im Meere noch niemals gefunden worden. Dies gilt jedoch nicht für das Süßwasser.

Im Besitz des Zoologischen Museums in Hamburg befinden sich von Professor E. Hentschel gesammelte Stichlinge aus dem Süßwasser Grönlands, Neufundlands und Islands, welche alle der *leiurus*-Form angehören. Die Grenzen in der Variation der Schilderzahl sind die nämlichen wie in unseren Breiten, und zwar etwa 4 bis 7. Auch sonst lassen sich keine morphologischen Merkmale feststellen, nach denen die *leiurus*-Form dieser nördlichen Regionen sich von derjenigen unserer Gewässer unterscheiden ließe.

Ein entsprechendes Ergebnis erbrachte das von uns untersuchte Material von *G. aculeatus* aus dem British Museum: eine Probe von 30 *leiurus* aus einem küstennahen Süßgewässer Nordschottlands, außerdem mehrere Proben von etwa 20 *leiurus* aus dem Süßwasser Islands.

Auch in dem Material des Berliner Zoologischen Museums und des Senckenbergischen Museums in Frankfurt a. M. befanden sich mehrere Proben, welche sämtlich aus *leiurus*-Fischen bestanden[1]).

Einen wichtigen Beitrag zu dieser Frage gibt Saemundsson (1908), welcher meines Wissens der einzige ist, der in seiner Darstellung der Verbreitung von *G. aculeatus* auf Island die verschiedenen Formen der Beschilderung berücksichtigt hat. Von der *leiurus*-Form sagt er, daß sie überall im Binnenland in den verschiedensten Seen, Becken, Gräben und Tümpeln, besonders des Flachlandes, in großer Zahl gefunden werde: „Diese Varietät ist unbedingt die häufigste auf Island."

Berg (1949) für Halbinsel Kola und Lappland, Rendahl (1931) für Beringland und Kamtschatka, Miyadi (1937) für die Kurilen seien als weitere Beispiele zitiert für das Vorkommen der *leiurus*-Form im Süßwasser nördlicher Regionen (wie ersichtlich, also auch im küstennahen Süßwasser des nördlichen Pazifiks).

e) Die Isolation vom Meere

Im Verlauf der Diskussion der Verbreitung der *leiurus*-Form in den verschiedenen Regionen Europas (Bertin 1925, Heuts 1947a, Duncker 1935, Heincke 1889) ist bisher auf die Frage der Isolation der einzelnen Populationen vom Meere noch gar nicht eingegangen worden. Die Angaben von Bertin u. a., nach denen *trachurus* vorherrschend in den nördlichen Regionen Europas und hier in erster Linie im Salzwasser vorkommt, *leiurus* hingegen in den südlichen Regionen und vorherrschend im Süßwasser, sind in großen Zügen zwar zutreffend. Bei einer verfeinerten Analyse der Fundorte der verschiedenen Beschilderungsformen erweist sich jedoch die obige Vorstellung als ein zu grobes Schema, welches vor allem der Tatsache des häufigen Auftretens der *leiurus*-Form auch im Norden des zu diskutierenden Verbreitungsgebietes nicht gerecht wird.

---

[1]) Für die bereitwillige leihweise Überlassung dieses Materials bin ich den Herren Dr. K. Deckert (Berlin) und Dr. W. Klausewitz (Frankfurt) zu Dank verpflichtet.

Unter der speziellen Fragestellung auf Isolation der einzelnen Populationen vom Meere ergeben sich folgende Feststellungen:

In den nördlichen und mittleren Regionen des Verbreitungsgebietes treten *leiurus*-Populationen nur in Süßgewässern auf, welche vollständig vom Meere isoliert sind!

Dabei können, wie aus den Angaben der bisherigen Literatur und unseren Untersuchungen aus dem Gebiet der Unterelbe hervorgeht, die *leiurus*-Populationen engste räumliche Nachbarschaft zum Meere oder wenigstens zu Fließgewässern, die ins Meer münden, haben, wenn nur völlige Isolation besteht ohne die Möglichkeit eines Austausches mit den Fischen der *trachurus*- bzw. Mischpopulationen.

Bei Betrachtung der Stationen 9, 10, 11 und 12 (Liste S. 328) ergibt sich, daß die isolierten Gewässer, welche diese *leiurus*-Populationen beherbergen, alle in nächster Nähe von kleineren Flüssen liegen, welche in die Elbe bzw. in die Ostsee fließen.

Analoge Befunde liefern die Angaben von Bertin (l. c.) aus Frankreich und Duncker (l. c.) aus Schleswig-Holstein und Mecklenburg.

Da im Falle der Stationen 9, 10, 11 und 12 andere Gewässer als die genannten kleinen Nebenflüsse (Karte 1) nicht in Frage kommen, können die heute isolierten Wasserbecken dieser Stationen ihre Stichlinge nur auf dem Wege über diese Flüsse erhalten haben zu einer Zeit, als eine Verbindung noch bestand. Wann dieses geschah, und wie die ursprünglich eingewanderten Schwärme ausgesehen haben, läßt sich heute natürlich schwer beurteilen. Da aber in dem gesamten Stromgebiet der Unterelbe einschließlich Nebenflüssen nur Mischpopulationen vorkommen, muß angesichts der im vorangehenden angeführten Tatsachen mit einer polytopen Abzweigung der *leiurus*-Form von *Gasterosteus aculeatus* aus diesen Mischpopulationen unter den Bedingungen der Isolation im Süßwasser gerechnet werden, und zwar unter positiver Selektion des in den Ausgangspopulationen enthaltenen *leiurus*-Genotyps.

In den südlicheren Breiten mit ihren höheren Temperaturen, in denen *trachurus*-Fische bis jetzt weder im Süß- noch im Meerwasser festgestellt worden sind, scheint bis zu einem gewissen Grad eine Anpassung der *leiurus*-Fische an das Meerwasser möglich zu sein, wie z. B. das Auftreten von *leiurus* in jungen Alluvionen (Marmaris, Türkei) zeigt. Möglicherweise kann *G. aculeatus* hier beim Überwechseln von einem Küstenfluß zum anderen längs der Küste einen kurzfristigen Aufenthalt im Meerwasser ertragen. Außerdem führt Bertin (l. c.) in seiner Liste zwei *leiurus*-Populationen aus dem Brackwasser von Flußmündungen Südwestfrankreichs (Biskaya) und eine *leiurus*-Population aus dem Meerwasser an der Küste Südfrankreichs.

Anhangsweise sei erwähnt, daß nach Untersuchungen von Rutter (1896) an der kalifornischen Küste der USA analoge Verhältnisse in der geographischen Verbreitung der Beschilderungsformen vorliegen wie in Europa. Danach entspräche unserer *trachurus*- (bzw. *semiarmatus*-) Form der dortige *G. aculeatus microcephalus* an der Küste, unserer *leiurus*-Form hingegen der dortige *G. aculeatus williamsoni*, letzterer mehr im Binnenland vorkommend. Der marine *trachurus* (von dort als *G. a. cataphractus* und weiter südlich als *G. a. microcephalus* beschrieben) reicht an der pazifischen Küste Nordamerikas, ausgehend vom Beringmeer, noch fast bis zur Grenze Mexikos nach Süden, während er in Europa auf derselben Breite schon längst nicht mehr auftritt. Die Ursache liegt ohne Zweifel in der unterschiedlichen Wassertemperatur dieser beiden Regionen. Diese ist an den betreffenden europäischen Meeresküsten relativ hoch, an der kalifornischen Küste dagegen unverhältnis-

mäßig niedrig infolge der dort vorbeiziehenden kalten Meeresströmung. Die von uns untersuchten *trachurus* aus dem Material des British Museum von der kalifornischen Küste erreichen mit dem südlichsten Fundort (San Mateo) etwa 33° N.

XIII. DIE KREUZUNGEN ZWISCHEN DEN DREI BESCHILDERUNGSFORMEN *TRACHURUS*, *SEMIARMATUS* UND *LEIURUS*

Es soll jetzt der Versuch einer Analyse der genetischen Verhältnisse gemacht werden, welche dem in Kapitel XI aufgezeichneten Bild von der Zusammensetzung der Mischpopulationen aus den drei Phänotypen *trachurus*, *semiarmatus* und *leiurus* zugrunde liegen.

Heuts (1947b) berichtete im Rahmen einer Arbeit, welche sich mit der Physiologie der Stichlingseier (Zygoten, Hybriden der verschiedenen Beschilderungsformen) befaßt, die wir jedoch bei unseren Untersuchungen zunächst nicht zu berücksichtigen haben, auch kurz über einige Kreuzungen, bei denen er die Brut bis zur vollen Ausbildung der Knochenschilder aufgezogen hatte. Infolge der Kürze des diesbezüglich Mitgeteilten und Fehlens jeglichen Zahlenmaterials ist eine Verwertung der Angaben allerdings zur Zeit kaum möglich.

1. Methodik

a) Herkunft des Materials

Das ursprüngliche Zuchtmaterial, mit dem die Kreuzungen begonnen wurden, stammt aus den folgenden Stationen der Liste auf S. 328:

1. Station 6, Mischpopulation (Cranz, Gezeitengrenze der Unterelbe,
2. Station 9, isolierte *leiurus*-Population (Oldesloe),
3. Station 11, isolierte *leiurus*-Population (Jesteburg).

b) Laich- und Brutgeschäft

Das Laich- und Brutgeschäft erfolgte in belüfteten Kaltwasseraquarien bei Zimmertemperatur von etwa 18 bis 20° C. Zu diesem Zweck wurden Aquarien von 25 × 25 × 50 cm Ausdehnung mit Sand, Wasserpflanzen (*Elodea*) und Nestbaumaterial (feine Wollfäden und Grünalgenfäden) versehen und in jedes von ihnen ein im Hochzeitskleid befindliches Männchen gesetzt. Nach beendetem Nestbau (1 bis 2 Tage) wurde dann das laichreife Weibchen hinzugesetzt, welches sogleich nach dem Absetzen der Eier im Nest wieder entfernt wurde.

In einigen Fällen, in denen die Weibchen trotz ständiger Bemühung der Männchen nicht ablaichten, obwohl fließender Laich vorhanden war, wurde künstlich befruchtet, indem der Inhalt der leicht zerquetschten Hoden zunächst trocken mit den abgestreiften Eiern behutsam verrührt wurde. Nach Wasserzusatz und zehnminütigem Warten wurde das überschüssige Sperma abgegossen und die befruchteten Eier auf einem Sieb ins Zuchtaquarium gebracht und von unten her belüftet.

c) Fütterung der jungen Brut

Nach 6 bis 7 Tagen (bei 18 bis 20° C) schlüpfte die Brut, welche zunächst mit Plankton und *Artemia*-Larven gefüttert wurde, bevor nach etwa 14 Tagen zunächst kleine Copepoden und Daphnien, später auch größere Daphnien und Tubificiden gegeben wurden. Das Anfüttern der jungen Brut ist oft recht schwierig, besonders wenn es sich darum handelt, größere Individuenzahlen aufzuziehen. Die jungen Stichlinge sind recht wählerisch und nehmen in der ersten Zeit nur Plankton und *Artemia*-Larven. Falls beides nicht vorhanden ist, verhungern die Jungfische fast sämtlich, wenn zu große Wasserflöhe oder Trockenfutter gegeben wurden, letzteres wird überhaupt nicht angenommen.

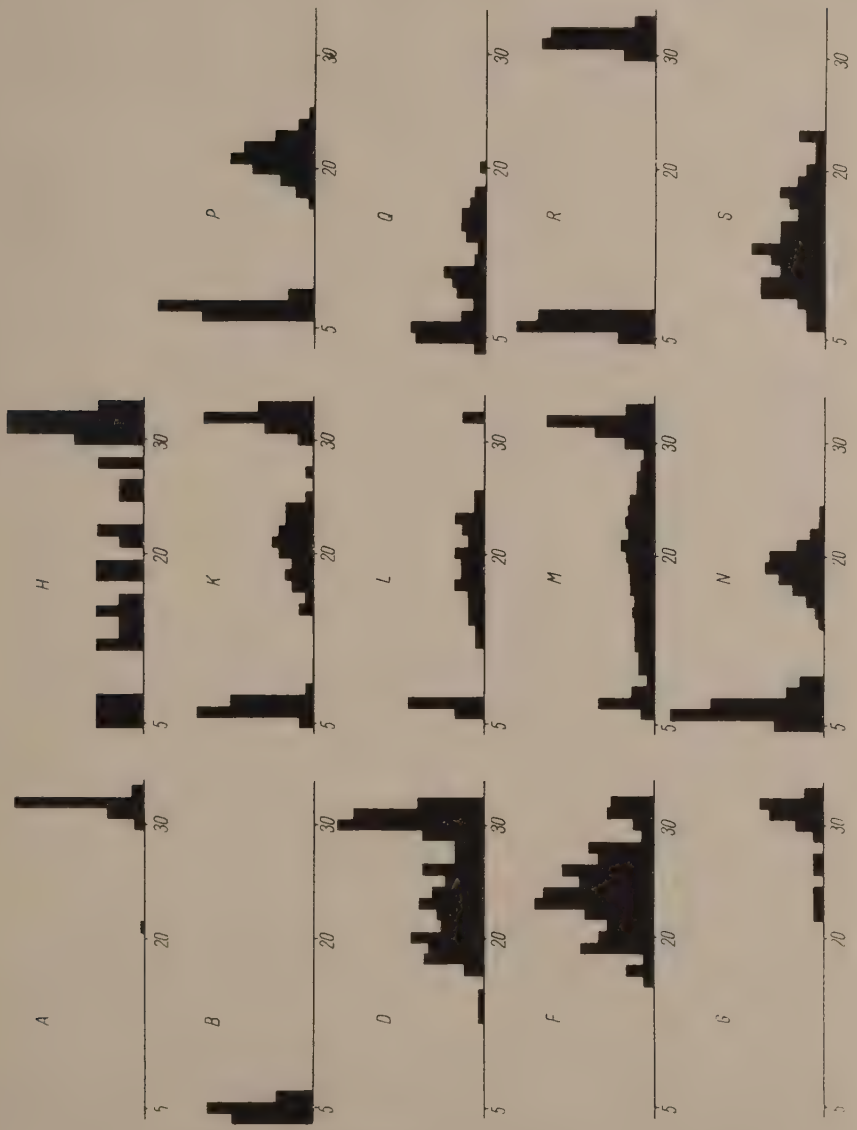


Abb. 10. Ergebnisse der Kreuzungsexperimente. F_1-, F_2- und F_2R-Generation.

d) Abwachsen der Jungfische

Das Abwachsen der Jungfische bis zu einer Größe von etwa 35 mm (erst dann sind alle Knochenschilder vollständig entwickelt) oder bis zur Laichreife im nächsten Frühjahr (Zuchtmaterial für die F_2-Generation) erfolgte in größeren Aquarien von $25 \times 50 \times 100$ cm Ausdehnung, welche ebenfalls künstlich belüftet und mäßig mit Wasserpflanzen besetzt wurden.

e) Fixieren und Auszählen des Materials

Das Fixieren und Färben des Materials erfolgte in gleicher Weise, wie es auf S. 326 für das statistische Material aus den Freilandpopulationen beschrieben wurde. Das Auszählen der Knochenschilder, auch hier stets auf der rechten Körperseite, wurde unter dem Binokular vorgenommen. Dabei wurden Männchen und Weibchen nicht getrennt behandelt, da Geschlechtsunterschiede in der Beschilderung, wie bereits erwähnt, nicht bestehen.

2. Die Ergebnisse der Kreuzungsexperimente

Das Zahlenmaterial, welches der Auswertung zugrunde liegt, findet sich in Tabelle 13 (Anhang), eine Darstellung in Form von Blockdiagrammen in Abb. 10. Im folgenden sind unter den *P*-Tieren stets die Zahlen der Seitenplatten (S.pl.) angegeben. Das Männchen ist stets vorangestellt.

Gruppe I: Reinzuchten

Kreuzung *A*:	*trachurus*	×	*trachurus*	Provenienz:
(Abb. 10 *A*)	31 S.pl.		32 S.pl.	Station 6

Mit einer Ausnahme liegen alle Individuen der F_1-Generation im *trachurus*-Bereich.

Kreuzung *B*:	*leiurus*	×	*leiurus*	Provenienz:
(Abb. 10 *B*)	6 S.pl.		4 S.pl.	♂ aus Station 9, ♀ aus Station 11

Alle Individuen der F_1-Generation liegen im *leiurus*-Bereich, wobei der *leiurus*-Genotyp, abgesehen von einem geringen quantitativen Unterschied in der Merkmalsausprägung (einmal 6, das andere Mal 4 Schilder), bei den Eltern wahrscheinlich recht ähnlich gewesen ist.

Gruppe II: F_1-Generation

Kreuzung *C*:	*trachurus*	×	*leiurus*	Provenienz:
	32 S.pl.		6 S.pl.	♂ aus Station 6, ♀ aus Station 11
Kreuzung *D*:	*leiurus*	×	*trachurus*	Provenienz:
(Abb. 10 *D*)	6 S.pl.		32 S.pl.	♂ aus Station 9, ♀ aus Station 6
Kreuzung *E*:	*leiurus*	×	*trachurus*	Provenienz:
	7 S.pl.		31 S.pl.	♂ aus Station 11, ♀ aus Station 6
Kreuzung *F*:	*leiurus*	×	*trachurus*	Provenienz:
(Abb. 10 *F*)	7 S.pl.		31 S.pl.	♂ aus Station 9, ♀ aus Station 6 (dasselbe ♀ wie in *E*)
Kreuzung *G*:	*trachurus*	×	*leiurus*	Provenienz:
(Abb. 10 *G*)	32 S.pl.		5 S.pl.	♂ aus Station 6, ♀ aus Station 6

Das *leiurus-P*-Weibchen aus Kreuzung *G* stammt aus einer Mischpopulation der Unterelbe.

Das Ergebnis der 5 Kreuzungen dieser Gruppe ist das Auftreten von mehr oder weniger stark beschilderten F_1-Individuen, wobei ein im einzelnen wechselnder Prozentsatz sich von den elterlichen *trachurus*-Typen als ununterscheidbar erweist. Die Tatsache, daß keine *leiurus*-Individuen erscheinen, zeigt die Rezessivität dieses Merkmals, während aus dem Auftreten verschiedener Prozentsätze von *semiarmatus*-Tieren in den einzelnen Kreuzungen geschlossen werden kann, daß der Manifestationsgrad des *trachurus*-Charakters Schwankungen unterliegt, die, soweit sie erblich

sein sollten, vorzugsweise durch Modifikatoren hervorgerufen werden, die von *leiurus* in die Kreuzung eingeführt wurden. In dem an sich bereits rezessiven *leiurus* können sich diese Modifikationen nicht manifestieren.

Gruppe III: F_2R-Generation

Kreuzung *N*:	*leiurus*	× *semiarmatus*	Provenienz:
(Abb. 10 *N*)	5 S.pl.	24 S.pl.	♂ aus Station 9, ♀ aus Kreuzung *S*
Kreuzung *O*:	*leiurus*	× *semiarmatus*	Provenienz:
	7 S.pl.	24 S.pl.	♂ aus Station 9, ♀ aus Kreuzung *S*
	(*semiannatus* ♀ dasselbe wie in Kreuzung *N*)		
Kreuzung *P*:	*leiurus*	× *semiarmatus*	Provenienz:
(Abb. 10 *P*)	6 S.pl.	23 S.pl.	♂ aus Station 11, ♀ aus Kreuzung *D*
Kreuzung *Q*:	*semiarmatus*	× *leiurus*	Provenienz:
(Abb. 10 *Q*)	10 S. pl.	7 S.pl.	♂ aus Kreuzung *S*, ♀ aus Station 11
Kreuzung *R*:	*trachurus*	× *leiurus*	Provenienz:
(Abb. 10 *R*)	31 S.pl.	7 S.pl.	♂ aus Kreuzung *C*, ♀ aus Station 11

Das Ergebnis der 5 Kreuzungen dieser Gruppe ist eine Aufspaltung in der F_2R-Generation, und zwar in den Kreuzungen *N*, *O*, *P* und *Q* etwa zu gleichen Teilen auf den *leiurus*- und *semiarmatus*-Bereich, in Kreuzung *R* dagegen auf den *trachurus*- und *leiurus*-Bereich, wiederum zu etwa gleichen Teilen.

Die verschiedene durchschnittliche Schilderzahl in den einzelnen F_2R-Generationen und der in den einzelnen Kreuzungen verschieden breite Spielraum der Variabilität ist nach den Ergebnissen der F_1 zu erwarten. Jeweils beide Eltern können über eine verschiedene Anzahl von Modifikatoren verfügt haben, was sich in der Nachkommenschaft in Unterschieden in der Schilderzahl bemerkbar machen mußte. Die Kreuzung *R* ist unter diesen Umständen nur ein Extremfall. Vergleichen wir nun zwei verschieden beschilderte *semiarmatus* gleicher Herkunft miteinander: In den Kreuzungen *N* und *Q* waren die jeweiligen *semiarmatus*-Eltern F_1-Geschwister aus Kreuzung *S*, und zwar mit 24 bzw. 10 Seitenplatten. Durch die Rückkreuzung mit einem *leiurus* kommen die verschiedenen Modifikatorensysteme der *semiarmatus*-Eltern in der Schilderverteilung ihrer jeweiligen F_2R-Nachkommenschaft klar zum Ausdruck.

Gruppe IV: F_2-Generation

Kreuzung *H*:	*semiarmatus*	× *trachurus*	Provenienz: F_1-Tiere
(Abb. 10 *H*)	12 S.pl.	30 S.pl.	♂ aus Kreuzung *S*, ♀ aus Kreuzung *C*
Kreuzung *I*:	*semiarmatus*	× *trachurus*	Provenienz: F_1-Tiere
	28 S.pl.	31 S.pl.	aus Kreuzung *E*
Kreuzung *K*:	*semiarmatus*	× *semiarmatus*	Provenienz: F_1-Tiere
(Abb. 10 *K*)	17 S.pl.	26 S.pl.	aus Kreuzung *F*
Kreuzung *L*:	*semiarmatus*	× *semiarmatus*	Provenienz: F_1-Tiere
(Abb. 10 *L*)	18 S.pl.	23 S.pl.	aus Kreuzung *D*
Kreuzung *M*:	*semiarmatus*	× *semiarmatus*	Provenienz: F_1-Tiere
(Abb. 10 *M*)	21 S.pl.	17 S.pl.	aus Freilandpopulation, Station 6

Das Ergebnis der 5 Kreuzungen dieser Gruppe ist eine Aufspaltung in alle 3 Phänotypen. In allen Fällen treten die Individuen der F_2-Generation im *trachurus*-, *semiarmatus*- und *leiurus*-Bereich auf, wobei im einzelnen die Prozentsätze recht verschieden sein können.

In der F_2 sind weniger eindeutige Spaltungsverhältnisse zu erwarten als in den oben beschriebenen F_2R-Kreuzungen, so daß die aus den letzteren vermutbare Beteiligung eines Hauptgenpaares bei der Erzeugung der *trachurus*- und *semiarmatus*-Form einerseits, der *leiurus*-Form andererseits in den F_2-Generationen nicht ganz deut-

lich in Erscheinung tritt, denn die Zahl der typischen *leiurus*-Fische (alle Kreuzungen dieser Gruppe zusammengefaßt) bleibt mit 93 bei einer Gesamtzahl von 531 hinter der Erwartung zurück. Es bestehen keine Gründe, diesen Umstand auf eine besondere Vitalitätsminderung der *leiurus* zurückzuführen, für die es in den anderen Kreuzungen keine Anhaltspunkte gab. Ob das Defizit an *leiurus*-Fischen darauf beruht, daß einzelne der rezessiven *leiurus*-Kombinationen dank besonderer Konstellationen im Modifikatorensystem eine größere als für die obere *leiurus*-Grenze normalerweise angenommene Zahl von 8 Schildern ausbildeten und dadurch phänotypisch in den *semiarmatus*-Bereich rückten, muß dahingestellt bleiben.

Gruppe V:

Kreuzung *S*:	*semiarmatus* × *leiurus*	Provenienz:
(Abb. 10 *S*)	28 S.pl. 4 S.pl.	♂ aus Station 6, ♀ aus Station 11

Eine deutliche Aufspaltung in der Filialgeneration ist hier nicht erkennbar, fast alle Individuen verteilen sich auf den *semiarmatus*-Bereich; der *leiurus*-Bereich wird nur von 2 Individuen (je 7 S.pl.) gerade noch erreicht.

Es liegt also in dieser Kreuzung, in welcher aus der Natur stammende Elterntiere verwendet wurden, ein ganz bedeutendes Defizit an *leiurus* vor. Sollte die bei der Besprechung der F_2-Generation gemachte Annahme, daß bei bestimmten Modifikatorenkombinationen einzelne Individuen der *leiurus*-Klasse auch mehr als 8 Schilder besitzen können, zutreffen, so wäre zu erwägen, ob der in Kreuzung *S* verwendete *semiarmatus*-Elter (28 S.pl.) nicht womöglich genotypisch der *trachurus*-Klasse angehörte und nur infolge seiner Modifikatorenkonstellation „zu wenig" Seitenplatten aufwies.

3. Interpretation der Ergebnisse

Wie die Kreuzungen *A* und *B* (Gruppe I, Reinzuchten) zeigen, herrschen sowohl innerhalb der *trachurus*- als auch der *leiurus*-Form stabile genetische Verhältnisse, indem sich die Variabilität der jeweiligen F_1-Generation ganz im Rahmen des Beschilderungstyps der *P*-Generation hält und Aufspaltungen nicht beobachtet werden.

Eine faktorielle Interpretation bereitet in Fällen von Polygenie allgemein Schwierigkeiten. Infolgedessen kann bei der Besprechung der Kreuzungsergebnisse vom Gesichtspunkt der in den Kreuzungen nachweisbaren Gene nur mit entsprechenden Vorbehalten eine Erklärung versucht werden.

Auf Grund der vorliegenden Kreuzungsergebnisse in F_1, F_2 und F_2R kann mit großer Wahrscheinlichkeit behauptet werden, daß es sich bei den Faktoren, welche auf die Beschilderung Einfluß nehmen, nicht um ein System von polymeren Genen mit additiver Wirkung im klassischen Sinne handeln kann. Vielmehr erwecken die erzielten Resultate den Eindruck, daß die verschiedenen Phänotypen in erster Linie unter der Kontrolle eines mendelnden Genpaares stehen. Hierfür sprechen am eindeutigsten die F_2R-Generationen, in denen als F_1-Elter ein aus kontrollierten Zuchten stammendes Individuum verwendet wurde. Andererseits wurde bereits oben darauf hingewiesen, daß Gründe bestehen, anzunehmen, das Auftreten von *semiarmatus*-Tieren neben vollbeschilderten *trachurus* in der F_1-Generation (von *trachurus*, *leiurus*) auf die Mitwirkung von Modifikatoren zurückzuführen, welche wenigstens teilweise auch von dem *leiurus*-Elter in die Kreuzung eingeführt wurden, ohne sich in demselben manifestiert zu haben. Da das uns zu den Kreuzungen zur Verfügung stehende *trachurus*-Material aus einer Population stammt, die nicht nur für das vermutete Hauptgenpaar, sondern auch für die angenommenen Modifikatoren mehr

oder weniger heterozygotisch ist, erscheint es unmöglich, eine genauere Interpretation zu geben, als hier versucht worden ist.

Wir gewinnen also von den Wanderpopulationen, zunächst im Gebiet der Unterelbe, das Bild echter, in sich panmiktischer Mischpopulationen, in denen zwischen *trachurus*, *semiarmatus* und *leiurus* eine ungehinderte Kreuzbarkeit besteht, und in denen infolge Fehlens einer selektiven Benachteiligung einer der drei Formen deren Zahlenverhältnis konstant bleibt.

Wie bereits in Kapitel IX ausgeführt, können wir die Gesamtheit aller einzelnen Populationen der Wanderform im Gebiet der Unterelbe als eine panmiktische Großpopulation auffassen, innerhalb derer die Phänotypen *trachurus*, *semiarmatus* und *leiurus* etwa im Verhältnis 55/40/5 auftreten (s. auch Kapitel XI, S. 348/349). Man kann zunächst das folgende theoretische Bild entwerfen:

Beim Vererbungsmodus der Knochenbeschilderung handelt es sich, ohne Berücksichtigung der Modifikatoren, um das autosomale Allelenpaar *T*/*t*. *T* sei die Anlage für vollständige (*trachurus*), *t* für stark rückgebildete (*leiurus*) Beschilderung, und *T* sei über *t* halbdominant. Dann stellen die Individuen mit *TT*, *Tt* und *tt* die drei Formen *trachurus*, *semiarmatus* und *leiurus* dar, aus denen wir uns eine momentane Generation im Verhältnis 55/40/5 zusammengesetzt denken. Dann liefern bei der Keimzellbildung die *TT*-Individuen nur *T*-Gameten, die *tt*-Individuen nur *t*-Gameten, die *Tt*-Individuen dagegen zur Hälfte *T*-, zur Hälfte *t*-Gameten. Wir erhalten insgesamt *T*- und *t*-Gameten in den Häufigkeiten p und q, welche bei rein zufallsmäßiger Kombination der nächsten Generation die folgende Zusammensetzung geben:

$$TT : Tt : tt = p^2 : 2\,pq : q^2 \text{ (Weinberg-Hardys Formel)}$$

Die Werte für p und q sind:

$$q = 55 + \frac{40}{2} = 75;\quad q = 5 + \frac{40}{2} = 25.$$

Bei Einsetzung dieser Werte in die Formel erhalten wir:

$$p^2 : 2\,pq : q^2 = 5625 : 3750 : 625.$$

Verfahren wir mit dieser Gleichung nochmals in derselben Weise, so erhalten wir als Gametenhäufigkeiten:

$$x = p^2 + pq$$
$$y = q^2 + pq.$$

Bei Einsetzen der Werte für p und q (75 bzw. 25) folgt:

$$x = 7500;\quad y = 2500.$$

Damit ist das Verhältnis von x/y dasselbe wie das von p/q, nämlich 3 : 1! Mit anderen Worten: die nächste Generation hat (immer unter der Voraussetzung der idealen erbkonstanten Bevölkerung) wieder dieselbe Zusammensetzung wie die vorhergehende.

Die panmiktische Großpopulation des Unterelbegebietes wäre also als ein gene-pool aufzufassen, in welchem die Faktoren *T* und *t* im Verhältnis 3 : 1 wirksam sind.

Wie bereits erwähnt, gilt das oben Gesagte nur unter der Annahme von Halbdominanz. Die wahren Dominanzverhältnisse sind, wie unsere Kreuzungen erbracht haben, durch die Modifikatorensysteme in so mannigfacher Weise abgeändert, daß eine diesbezügliche Analyse im einzelnen gar nicht möglich ist. So erscheint ja z. B. infolge entsprechender Modifikatorenkonstellation ein erheblicher Teil der *Tt*-Individuen phänotypisch als reine *trachurus*, von den homozygoten *TT-trachurus* gar nicht unterscheidbar. Die prinzipielle Gültigkeit der oben skizzierten populationsdynamischen Verhältnissen scheint uns dadurch jedoch nicht in Frage gestellt.

XIV. DIE GLAZIALE UND POSTGLAZIALE VERBREITUNGSGESCHICHTE VON *GASTEROSTEUS ACULEATUS* L. IN EUROPA

Eine noch ausstehende und nicht in allen Teilen ganz einfach zu beantwortende Frage ist die nach der Entstehung der heutigen geographischen Verbreitung von *trachurus*-, *semiarmatus*- und *leiurus*-Form im Zuge der postglazialen Ausbreitung der Art.

Dabei erscheint es nicht notwendig und ist wohl auch kaum möglich, weiter zurückzugehen als bis zum Ende der maximalen Ausdehnung des Eises während der Glazialzeiten, also bis zur Riß- (= Saale-) Eiszeit, denn einmal sind die früheren faunistischen Gegebenheiten ohne direkten Einfluß auf die jetzigen Verhältnisse geblieben, zum anderen sind sie uns größtenteils unbekannt.

Gasterosteus aculeatus gehört ohne Zweifel zur Gruppe der präglazialen Ureinwohner Europas (Thienemann 1925, Duncker 1927) und war auch ein Bestandteil der eurythermen glazialen Mischfauna (Thienemann l. c.), hat sich also während der Eiszeiten in unserem Gebiet halten können. Während dieser Zeit wird er die Gewässer dicht am Eisrand bewohnt haben, was aus der Tatsache seiner frühen Einwanderung ins Süßwasser zu schließen ist. In Norwegen gehört er mit der Forelle und dem Saibling zu den ersten Einwanderern von Westen her noch während der Yoldia-Zeit (Huitfeldt-Kaas 1924). Ein wichtiger Unterschied zum Saibling besteht allerdings darin, daß *G. aculeatus* nur die Gewässer des nördlichen Eisrandes bewohnte und nicht bis zum südlichen Eisrand vordrang. Sein ursprüngliches Fehlen im Donaugebiet wäre sonst ganz unverständlich.

1. Südeuropa, Mittelmeerküsten

Wie das Vorkommen von *G. aculeatus* als Glazialrelikt an vielen Stellen der heutigen Mittelmeerküsten zeigt, muß während der Eiszeiten ein relativ weites Ausweichen der Art nach Süden erfolgt sein. Da *G. aculeatus*, wenn auch teilweise nur sehr sporadisch vertreten, so doch an keinem größeren Küstengebiet des heutigen Mittelmeeres völlig fehlt, muß dieser Fisch während des Würmglazials auch im eigentlichen Mittelmeer, welches ja damals eine beträchtliche Abkühlung erfuhr, recht häufig gewesen sein. Heute wird er nirgendwo im eigentlichen Mittelmeer selbst angetroffen.

Über den Einwanderungsweg in den Mittelmeerraum können angesichts der geographischen Gegebenheiten einerseits, aus dem Fehlen des Stichlings im gesamten Donausystem andererseits, kaum Zweifel herrschen: Die Einwanderung muß über die Straße von Gibraltar gegangen sein, das Ausweichen vor dem Eis muß also durch das Meer, längs der Küsten Frankreichs und Spaniens erfolgt sein.

Mit der postglazialen Erwärmung des Klimas und dem Nachrücken der Fauna nach Norden riß dann der Strom der Einwanderung borealer Elemente in das Mittelmeer ab; die zurückbleibenden Vertreter dieser Faune standen vor der Wahl, sich anzupassen oder auszusterben. *G. aculeatus* zog sich aus dem eigentlichen Mittelmeer zurück und hat sich bis heute als typisches Glazialrelikt an den jeweiligen Fundorten im küstennahen Süßwasser gehalten. Ein weiteres Eindringen landeinwärts ist an keiner Stelle erfolgt, diese Tatsache wird allerdings aus den geographischen Gegebenheiten ohne weiteres verständlich: das Fehlen von ausgesprochenen Tiefebenen und ausgedehnten Wasserläufen muß als entscheidendes Hindernis gewertet werden.

2. *Nord- und Ostsee*

a) Nordsee

Während des Maximums der letzten Vereisung und der spätglazialen Zeit lagen die südlichen Gegenden Englands sowie ein großer Teil der südlichen Nordsee und des Kanals im Verhältnis zur Meeresoberfläche höher als heute, wobei der maximale Unterschied zwischen der heutigen und der glazialen Küstenlinie mindestens 55 m betrug. Als Folge davon war das gesamte Nordseegebiet südlich einer etwa von Scarborough bis Skagen verlaufenden Linie festes Land. Auch der ganze Ostabschnitt des Kanals war festes Land und England daher in relativ breiter Erstreckung mit dem Kontinent verbunden (s. auch Ekman 1940).

Eine Einwanderung von *G. aculeatus* in das Gebiet der spätglazialen Nordsee und dann weiter in das Süßwasser konnte nicht etwa von Süden her durch den Kanal, sondern nur von Norden her erfolgen (wie es auch für die übrige älteste glaziale und postglaziale Fauna der Nordsee der Fall gewesen ist). Dabei handelte es sich offenbar um die *trachurus*-Form, wie wir sie auch zu der damaligen Zeit für die nördlichen Gebiete als vorherrschend annehmen müssen. Bei dem Wasserreichtum und den sehr ausgedehnten, auch vielfach in Querverbindungen kommunizierenden Flußsystemen müssen gute Möglichkeiten für eine relativ weite Wanderung landeinwärts bestanden haben, jedenfalls in weit höherem Maße, als es auf Grund etwa der heutigen geographischen Verhältnisse vorstellbar ist, und es steht nichts der Annahme entgegen, daß es sich bei dem spätglazialen bzw. frühpostglazialen *trachurus* dieser Regionen um einen anadromen Laichwanderer gehandelt hat, in der Weise, wie in Kapitel IX für das Gebiet der Unterelbe beschrieben.

b) Ostsee

Im Baltischen Eissee, welcher mit fortschreitendem Rückzug des Eises ständig an Ausdehnung gewann und mit der Zeit das gesamte Becken der südlichen und mittleren Ostsee einnahm, werden wir kaum mit dem Vorkommen von *G. aculeatus* rechnen können, zumindest nicht in großer Zahl. Woher auch sollte dieser Fisch in größeren Mengen gekommen sein? Der Bestand in den eisfreien Gebieten im Binnenland längs des südlichen Eisrandes kann nicht groß gewesen sein, in keinem Fall konnten die nach Norden entwässernden Flußsysteme dieser Region derart große Individuenmengen beherbergen, wie dies etwa im Meer der Fall zu sein pflegt. Die Fauna im Gebiet des eigentlichen Baltischen Eissees ist offenbar überhaupt spärlich gewesen und hat sicher nur aus kalt-stenothermen und stark eurythermen Formen bestanden.

Mit dem weiteren Rückzug des Eisrandes nach Norden entleerte sich dann durch einen neu entstehenden Paß im südlichen Schweden der Baltische Eissee in einem Zeitraum von kaum 200 Jahren in die Nordsee; das Ergebnis war eine Spiegelsenkung um etwa 70 m. Von Westen her konnte das Meerwasser einströmen, und es entstand allmählich das Yoldia-Meer.

Erst mit Beginn der Yoldia-Zeit kann mit einer Einwanderung größeren Ausmaßes von *G. aculeatus* gerechnet werden. Dabei handelte es sich um Vertreter des *trachurus*-Stammes der Nordsee, wie er in a) bereits erwähnt wurde. Wir können sagen, daß zur Yoldia-Zeit die genetische Zusammensetzung der Bestände von Nord- und Ostsee zumindest noch recht ähnlich gewesen sein muß.

Infolge der Entstehung des Ancylus-Sees durch Hebung der südschwedischen Meerenge wurde das Gebiet völlig ausgesüßt und von der Nordsee abgeschlossen. Es bestand lediglich ein Abfluß zur Nordsee in Gestalt eines etwa 30 m hohen und 750 m breiten Kataraktes, ein Austausch zwischen beiden Gebieten war also nicht mehr möglich.

Seitdem ist es, trotz der anschließend erfolgten endgültigen Wiederherstellung der Verbindung zwischen Nord- und Ostsee zur Zeit des Litorina-Meeres, in diesen

Gebieten zu einer verschiedenen prozentualen Häufigkeit in der Verteilung von *trachurus*-, *semiarmatus*- und *leiurus*-Genotyp gekommen, wie aus den heutigen Verbreitungstatsachen ersichtlich ist.

Während im größten Teil der heutigen Ostsee, mit Ausnahme der Westküsten, noch immer reine *trachurus*-Populationen angetroffen werden, geht der *trachurus*-Anteil an eben diesen Westküsten bereits zurück:

Kieler Bucht: 90% (Heincke 1878 und 1889)
Roskildefjord, Dänemark: 80 bis 99% (Bertin 1925)
Kjelds Nor, Dänemark: 69% (Bertin).

Nach Westen zur Nordsee hin fortschreitend, wird dann der *trachurus*-Anteil laufend geringer, während *semiarmatus*- und *leiurus*-Anteil in gleichem Maße zunehmen (s. auch Kapitel XIII).

Nach einem weiteren Abnehmen der *trachurus*-Form an der nordfranzösischen Küste werden die *trachurus*- und *semiarmatus*-Form südlich der Bretagne auch im Meer nicht mehr angetroffen. Dagegen scheint eine Anpassung der *leiurus*-Form ans Salzwasser bis zu einem gewissen Grade in südlicheren Breiten durchaus möglich zu sein (s. auch Kapitel XII).

3. Schwarzes Meer

Wie in Kapitel XII bereits angegeben, kommt im Schwarzen Meer nur die *trachurus*-Form vor, an keinem der bisherigen Fundorte mit *semiarmatus* oder *leiurus* untermischt.

Gegen die Auffassung von *G. aculeatus* im Schwarzen Meer als ein boreo-atlantisches Element werden sich schwerlich Einwände erheben lassen. Die Frage ist nur, auf welchem Wege dieses Gebiet seine *trachurus*-Form erhalten hat. Es gibt eigentlich nur zwei Möglichkeiten, welche im folgenden kurz diskutiert seien:

A. Spätglaziale Einwanderung von Süden aus dem Mittelmeer auf dem Wege über Dardanellen und Bosporus.

B. Postglaziale Einwanderung von Norden aus dem Ostseeraum über ein System von Eisstauseen.

A. Hierzu erscheint die Annahme unumgänglich, daß das Mittelmeer zur Zeit des Würmglazials mit von Norden her eingewanderten *trachurus*-Fischen bewohnt war. Während des Würm I waren die Meerengen von Bosporus und Dardanellen infolge der eustatischen Meeresspiegelsenkung um etwa 90 m geschlossen. Eine Einwanderung ins Schwarze Meer kann nicht vor dem Würm II stattgefunden haben, da erst von diesem Zeitpunkt an der Bosporus als marine Verbindungsstraße zum Schwarzen Meer hin in Erscheinung trat, und zwar infolge der seit dem Ende des Würm I bereits beginnenden eustatischen Meeresspiegelhebung (Pfannenstiel 1944).

Während *G. aculeatus* in der *trachurus*-Form aus dem eigentlichen Mittelmeer infolge der ansteigenden Temperaturen verschwand und sich nur in der *leiurus*-Form sporadisch im küstennahen Süßwasser bis heute hat halten können, hätte die Art dann im Schwarzen Meer in der *trachurus*-Form bis heute weiterbestehen können, da hier die Temperaturen niedriger als im Mittelmeer blieben (Schwarzes Meer: Küstengewässer im Winter 3 bis 6° C; Asowsches Meer: Winterminima bis 0,6° C).

B. Der Zeitpunkt der Einwanderung wäre hier nicht spätglazial, sondern postglazial anzusetzen. Denn erst zur Yoldia-Zeit, also im Postglazial, ist der Ostseeraum, wie oben beschrieben, von *G. aculeatus*, und zwar in der *trachurus*-Form, wieder besiedelt worden. Zu dieser Zeit, mit einer erwiesenermaßen im Vergleich zu heute viel reicheren Wasserführung der damaligen Flußsysteme, kann über ein

mehr oder weniger ausgedehntes System von Stauseen die Einwanderung von Norden her erfolgt sein.

Das Fehlen von *G. aculeatus* im Kaspischen Meer, welches ja ebenfalls postglazial über Eisstauseen eine Anzahl Tierarten aus dem Eismeerraum erhalten hat, ist in diesem Zusammenhang kein Einwand. Die Art hatte mit Sicherheit zur Zeit der postglazialen Eisstauseen das Gebiet der Wolgaquellen noch nicht erreicht. Selbst bis auf den heutigen Tag ist sie bis hierhin nicht vorgedrungen, *G. aculeatus* fehlt im gesamten System der Wolga vollständig.

Für eine relativ kurze Zeit der Trennung der Schwarzmeer-*trachurus* von denjenigen des Ostseegebietes spräche auch die große Ähnlichkeit in der morphologischen Ausbildung einerseits der Beschilderung, zum anderen des gesamten Phänotyps überhaupt.

Die Interpretation des heutigen Verbreitungsbildes von *G. aculeatus* im Schwarzen Meer ist also auf zweierlei Weise möglich. Dabei scheint uns die Möglichkeit B die weniger umständliche zu sein, weshalb ihr der Vorzug gegeben sei. Eine definitive Entscheidung soll an dieser Stelle nicht getroffen werden.

Hingewiesen sei noch auf folgenden zoogeographisch wichtigen Umstand: nach dem oben Ausgeführten ist es klar, daß die Bezeichnung Glazialrelikt für *G. aculeatus* im Schwarzen Meer im exakten Sinne nur für die unter A besprochene Situation zuträfe. Da es sich in B in jedem Fall um eine postglaziale Einwanderung handeln würde, wäre eine Anwendung dieses Begriffes hier natürlich verfehlt.

4. Interpretation der heutigen Verbreitungsverhältnisse als Ergebnis der postglazialen Ausbreitungsgeschichte

Ausgangspunkt für das Verständnis der heutigen Verbreitungsverhältnisse ist das Vorhandensein von *trachurus*- und *leiurus*-Form im letzten Interglazial und die Annahme, daß die erstere auch bereits am Ausgang des Tertiärs und gegebenenfalls auch in den im Vergleich zu heute erheblich wärmeren Interglazialen zirkumpolar, die letztere hingegen weiter südlich verbreitet war, wobei genau abgegrenzte Regionen der Verbreitung heute kaum anzugeben sind, und es sich ferner nicht mit Bestimmtheit sagen läßt, inwieweit den damaligen *trachurus*- und *leiurus*-Formen der Rang von Subspezies zugeschrieben werden kann.

Während der letzten Eiszeit (nur diese ist in ihren Auswirkungen auf das heutige Verbreitungsbild einigermaßen überschaubar) gerieten dann beide Formen durch das Ausweichen der nördlichen *trachurus* nach Süden in größerem Ausmaß in Kontakt, und es entstand eine im einzelnen unterschiedlich ausgedehnte Zone der Vermischung. Dabei wird sich die *trachurus*-Form in der Nähe des Eisrandes relativ rein erhalten haben können. Weiter südlich jedoch muß es in ständig zunehmendem Maße zu Vermischungen gekommen sein, wodurch sich als Bastard die *semiarmatus*-Form immer wieder erneut bildete.

Dadurch erklärt sich zwanglos auch das Auftreten von Mischpopulationen, zusammengesetzt aus *trachurus*, *leiurus* und deren Kreuzungsprodukt, nämlich *semiarmatus*, wie wir sie noch heute z. B. gerade im Gebiet der Nordseeküste und des Englischen Kanals allerorten antreffen. Dabei muß natürlich der Prozentsatz an Hybriden im Zentrum eines solchen Gebietes gegenseitiger Durchdringung am größten sein und nach den Randgebieten zu müssen die jeweiligen Ausgangsformen zahlreicher werden. Solches beobachten wir ja nun heute tatsächlich, wie in Kapitel XII gezeigt wurde.

Wenn wir einmal an der in Kapitel XIII entwickelten Auffassung aller Populationen des Gebietes der Deutschen Bucht als einem gene-pool festhalten und die-

selbe Überlegung auch für das Gebiet der Flämischen Bucht anstellen, so zeigt sich bei einem Vergleich dieser beiden Regionen unter dem Gesichtspunkt der Allelenhäufigkeit T/t in der Flämischen Bucht bereits eine merkliche Verschiebung des Verhältnisses im Sinne einer Zunahme von t:

Deutsche Bucht: $T : t = 3 : 1$
Flämische Bucht: $T : t = 2 : 1$.

Wir gelangen jetzt auch zu einer Erklärung des Verbreitungsbildes auf Karte 2. Zwischen den Hauptverbreitungsgebieten der *trachurus*- und der *leiurus*-Form, in denen beide vorwiegend homozygot vertreten sind, liegt in einer im einzelnen verschiedenen Breite die Zone der Vermischung, außer dem Vorkommen von *trachurus* und *leiurus* gekennzeichnet durch das je nach dem Ausmaß der erfolgten Kreuzungen verschieden häufige Auftreten der *semiarmatus*-Form, eines Heterozygoten. (Nach den entwickelten Auffassungen kann die atlantische *semiarmatus*-Form also nicht rein weiterzüchten, sondern muß immer wieder in die drei Beschilderungstypen aufspalten, was ja auch aus den Ergebnissen der Kreuzungsexperimente klar hervorgeht [Kapitel XIII].)

Diese Kreuzungsvorgänge dauerten auch im Postglazial bis heute noch an, wenn auch vielleicht in abgeschwächtem Ausmaß. Ein Beispiel bietet gerade die Großpopulation der Nordseeküsten. Es ist wohl sicher, daß deren Zusammensetzung aus den drei Beschilderungsformen erst postglazial erreicht wurde, denn in spät- bis frühpostglazialen Zeiten muß sie ja noch mit derjenigen der heutigen Ostseepopulation, nämlich aus reinen *trachurus* bestehend, identisch gewesen sein, da anfangs Nord- und Ostseepopulationen noch einen gemeinsamen Bestand gebildet haben.

In diesem Zusammenhang sei auf Untersuchungen de Lattins (1953) an Rassen des Schmetterlings *Anthrocera* (= *Zygaena*) *ephialtes* hingewiesen, die in der Problemstellung manche Ähnlichkeiten mit den von uns hier vorgetragenen Untersuchungen aufweisen. Das mannigfaltige Bild der rassischen Variabilität bei dieser polymorphen Schmetterlingsart wird in erster Linie durch das Zusammenspiel weniger charakteristischer, phänotypisch klar trennbarer Zeichnungsallele hervorgerufen. Neben den Arealkernen, in denen die jeweiligen Allele homozygot verbreitet sind (Glazialrefugien), finden sich im Gebiet der postglazial zustande gekommenen Kontaktzone Mischpopulationen, in denen die Allele in unterschiedlichen Prozentsätzen vertreten sind.

Ob bei der postglazialen Rückwanderung von *G. aculeatus* in die nördlichen Gebiete vornehmlich die *trachurus*-Form vertreten war oder, etwa im Zuge der postglazialen Wärmezeit, auch in wechselnden Anteilen *semiarmatus* und *leiurus*, ist kaum definitiv zu entscheiden; der heutige Zustand ist jedenfalls der in Kapitel XII aufgezeigte, nämlich das alleinige Vorkommen der *trachurus*-Form im Meer in den nördlichen Regionen.

Im Zusammenhang hiermit bleibt noch zu interpretieren die heutige Verbreitung reiner *leiurus*-Populationen in isolierten Süßgewässern der nördlichen Regionen (z. B. Island, Grönland, Kola-Halbinsel, Kamtschatka). Es handelt sich also um das Problem der polytopen Entstehung reiner *leiurus*-Populationen unter den Bedingungen der Isolation.

Zwei Möglichkeiten seien zur Diskussion gestellt:

A. Die Meeresküsten der nördlichen Regionen sind stets nur von reinen *trachurus*-Populationen besiedelt gewesen. Dann muß bei endgültigem Übergang ins Süßwasser der *trachurus*-Genotyp an sehr vielen Stellen unabhängig in dieselbe Richtung, nämlich auf den *leiurus*-Genotyp hin, mutiert sein. Um in diesem Fall nicht mit den Gesetzen des Zufalls in Konflikt zu geraten, müßte man schon eine relativ eingeengte Mutationsfähigkeit des *trachurus*-Genotyps annehmen, nämlich ausschließlich zum *leiurus* hin.

B. Während der im Vergleich zu heute erheblich wärmeren postglazialen Wärmezeit sind auch *leiurus*-Fische bis in die nördlichen Regionen gelangt. Nach der Abzweigung von Teilen einer großen marinen Mischpopulation ins Süßwasser mit nachfolgender Isolation ist durch fortschreitende positive Selektion der *leiurus*-Genotyp der allein herrschende geworden.

Diese zweite Möglichkeit scheint im Gebiet der heutigen Mischpopulationen vielleicht sogar häufiger, wenn nicht ausschließlich verwirklicht zu sein. Wir möchten ihr jedoch gegenüber A, was die nördlichen Regionen betrifft, nicht eindeutig den Vorzug geben, zumal es ja nicht erwiesen ist, ob jemals *leiurus* postglazial so weit nach Norden vorgedrungen sind.

Sollte die Entwicklung von *leiurus*-Populationen im Norden nicht auf dem Import von *leiurus*-Genen aus dem atlantischen gene-pool in der postglazialen Wärmezeit beruhen, so müßte angenommen werden, daß das *leiurus*-Gen oder eine ihm analoge Mutation vielfach auftrat und dank seines positiven Selektionswertes relativ rasch in den homozygoten Zustand überführt worden wäre. (Worauf der positive Selektionswert von *leiurus* im Süßwasser beruhen sollte, ist bislang noch durchaus unbekannt. Ob hierbei der verminderte Salzgehalt oder andere Temperatur bzw. Temperaturamplituden oder sonstige Außenfaktoren eine Rolle spielen, wurde noch von keiner Seite bisher eingehend analysiert.)

Daß unter Süßwasserbedingungen, wohl zweifellos völlig unabhängig von der Verminderung der Schilderzahl im Süßwasser der atlantischen Küstennähe, eine Tendenz zur Schilderreduktion besteht, wird durch Mitteilungen von Bacescu (1956) nahegelegt: Es handelt sich hier um eine Population dicht hinter der Westküste des Schwarzen Meeres (auf Karte 2 mit – bezeichnet), welche seit etwa 100 Jahren von demselben isoliert ist und sich nur aus dem Individuenbestand seiner Küste ableiten kann. Obgleich nun im gesamten Schwarzen Meer nur reine *trachurus* vorkommen, die in Isolation geratenen Tiere also anfänglich ebenfalls reine *trachurus* gewesen sein müssen, treten heutzutage in der besagten Population neben reinen *trachurus* dennoch, und zwar in der Mehrzahl, auch *semiarmatus*-Fische auf, allerdings nicht unter 19 Schildern. Allerdings müßten die auf Grund ihres Phänotyps wieder als *semiarmatus* bezeichneten Tiere genotypisch wieder etwas wesentlich anderes sein als sie *semiarmatus*-Individuen der atlantischen Mischpopulationen. Letztere erwiesen sich bislang stets als Bastarde, an deren Auftreten das rezessive *leiurus*-Gen beteiligt ist. Der *leiurus*-Phänotyp fehlt jedoch in der von Bacescu beschriebenen Population durchaus. Es bedürfte besonderer Hilfsannahmen, die zur Zeit nicht beweisbar sind, um das Fehlen der *leiurus*-Fische in diesem Gewässer zu erklären. In Anbetracht der weitgehenden Ähnlichkeit aller Schwarzmeerpopulationen für den *trachurus*-Charakter ist wenigstens vorläufig eine unabhängige Entstehung der *semiarmatus*-Fische dieser Population ohne Beteiligung des atlantischen bzw. mediterranen *leiurus*-Gens wahrscheinlich.

Zur weiteren Prüfung dieser Frage wäre es wertvoll, die von der Marmara völlig isoliert lebende Population von *G. aculeatus* aus dem Iznik-See (hohler Kreis auf Karte 2) einer ausführlichen Untersuchung zuzuführen, nachdem von dort bislang, einigermaßen unerwarteterweise, nur ein *semiarmatus* gefunden wurde.

XV. ZUSAMMENFASSUNG

1. Populationsstatistische Untersuchungen

Die untersuchten Populationen des Unterelbegebietes lassen sich auf zwei Gruppen verteilen:

A. Wanderform

Die Mischpopulationen dieser Gruppe enthalten die *trachurus*-, *semiarmatus*- und *leiurus*-Form im durchschnittlichen Prozentverhältnis 55/40/5. Die Fische dieser Populationen haben alle direkten oder indirekten Zugang zur Unterelbe und damit zur Meeresküste. Alle sind in der Größe recht einheitlich und werden nicht vor Erreichen des zweiten Frühjahres (nach zwei Wintern) geschlechtsreif.

Die Fische sämtlicher Teilpopulationen dieser Wanderform können als Angehörige einer panmiktischen Großpopulation aufgefaßt werden, da nach der Zersplitterung der Laichschwärme im Frühjahr in die einzelnen Fortpflanzungsgemeinschaften nachher wieder, und zwar im Herbst jeden Jahres, eine Mischung aller abwandernden Jungfischschwärme an den Meeresküsten erfolgt. In Übereinstimmung hiermit lassen sich statistisch gesicherte Unterschiede in den meristischen Merkmalen zwischen den Populationen dieser Gruppe nicht nachweisen. Eine unterschiedliche prozentuale Zusammensetzung der Populationen im einzelnen aus den drei Beschilderungstypen *trachurus*, *semiarmatus* und *leiurus* sind nachgewiesenermaßen das Ergebnis einer zufallsmäßigen Verteilung auf die einzelnen Populationen im Frühjahr.

B. Stationäre *leiurus*-Form des Süßwassers

Für keine dieser Populationen besteht heute die Möglichkeit eines Austausches mit Fischen der *A*-Gruppe. Gemäß den im Vergleich zur *A*-Gruppe viel unterschiedlicheren Umweltbedingungen in den einzelnen Biotopen und im Einklang mit der Theorie der polytopen Abzweigung der *leiurus*-Form aus den Populationen der Wanderform ergeben sich bei einem Vergleich dieser *leiurus*-Populationen untereinander statistisch gesicherte Unterschiede in den meristischen Merkmalen.

Die Alterszusammensetzung kann in dieser Gruppe sehr heterogen sein; hier erreicht der größte Teil der Tiere nach einem Jahre die Geschlechtsreife.

2. Kreuzungen zwischen den drei Beschilderungsformen

Um über den Vererbungsmodus der Knochenbeschilderung einigen Aufschluß zu gewinnen, wurden die drei Beschilderungstypen *trachurus*, *semiarmatus* und *leiurus* aus dem Gebiet der Unterelbe miteinander gekreuzt.

Auf Grund der vorliegenden Ergebnisse in den F_1-, F_2- und F_2R-Generationen kann mit großer Wahrscheinlichkeit behauptet werden, daß es sich bei den Faktoren, welche auf die Beschilderung Einfluß nehmen, nicht um ein System von polymeren Genen mit additiver Wirkung im klassischen Sinne handeln kann. Die verschiedenen Phänotypen werden in erster Linie durch ein mendelndes Genpaar kontrolliert, wobei sich das *trachurus*-Gen dominant gegenüber dem *leiurus*-Gen erweist.

Daneben muß ein polygenes System von Modifikatoren angenommen werden, welches sich je nach seiner speziellen Konstellation in den jeweiligen Eltern einer Kreuzung in deren F_1- und später F_2- und F_2R-Generationen im Verteilungsbild der Phänotypen auf die einzelnen Beschilderungsklassen in verschiedenem Grade manifestiert.

Die *semiarmatus*-Form wird definiert als Bastard zwischen *trachurus* und *leiurus*. Sie genügt auch im Experiment der theoretischen Forderung, bei Kreuzung unter sich stets wieder in die drei Phänotypen aufzuspalten. Diese Verhältnisse gelten auch in der Natur. Die panmiktische Großpopulation des Unterelbegebietes wird als ein gene-pool aufgefaßt, in dem bei ungehinderter Kreuzbarkeit zwischen *trachurus*, *semiarmatus* und *leiurus* infolge Fehlens selektiver Benachteiligung einer der drei Formen, deren Zahlenverhältnis konstant bleibt.

3. Geographische Verbreitung der drei Beschilderungsformen und deren postglaziale Ausbreitungsgeschichte

Das marine Verbreitungsgebiet der *trachurus*-Form erstreckt sich von den Küsten Grönlands, Islands und Nordnorwegens bis in die nördliche Nordsee. Gebiete reiner *trachurus*-Vorkommen sind außerdem die Küsten der Ostsee (mit Ausnahme der Westküste) und des Schwarzen Meeres.

Das vom nördlichen marinen Verbreitungsgebiet getrennte Vorkommen reiner *trachurus* im Schwarzen Meer wird vielleicht am zwanglosesten gedeutet als Ergebnis einer postglazialen Einwanderung von Norden her aus dem Ostseeraum, etwa zur Yoldia-Zeit über ein System von Eisstauseen.

Die Zone der atlantischen Mischpopulationen erstreckt sich an den Küsten der Nordsee, außerdem Westenglands und Irlands, ferner an den Kanalküsten bis zur Bretagne. In diesem Gebiet verringert sich, nach Süden fortschreitend, der Prozentsatz der reinen *trachurus* ständig, während *semiarmatus* und *leiurus* in gleichem Maße zunehmen.

In den südlichen Regionen Europas, und zwar vorwiegend beschränkt auf das Süßwasser, treffen wir nur noch auf die *leiurus*-Form, z. B. auch als Glazialrelikt im Süßwasser der Mittelmeerküsten.

Die Mischpopulationen werden gedeutet als Resultat einer Bastardierung von *trachurus* und *leiurus* während der letzten Eiszeit und im Postglazial infolge Ausweichens der *trachurus*-Form nach Süden und Bildung einer Kontaktzone. Dabei wird angenommen, daß *trachurus*- und *leiurus*-Form in getrennter geographischer Verbreitung, erstere im Norden zirkumpolar, letztere mehr südlich, bereits im letzten Interglazial bestanden haben.

Die reinen *leiurus*-Populationen im Süßwasser der nördlichen Regionen sind als Resultat einer postglazialen, polytopen Abzweigung aus marinen Individuenbeständen aufzufassen, welche entweder a) reine *trachurus*-Populationen oder b) Mischpopulationen dargestellt haben. Dabei müßte es sich in a) um eine unabhängige mutative Entstehung des *leiurus*- aus dem *trachurus*-Genotyp an zahlreichen Stellen beim Übergang ins Süßwasser handeln, in b) hingegen um eine positive Selektion des in den marinen Mischpopulationen bereits vorhandenen *leiurus*-Genotyps bei Abzweigung von Teilen dieser Mischpopulationen ins Süßwasser.

Literatur

Antipa, G., 1909: Fauna Ichthiologica a Romaniei. Publ. Fond. Vasile Adamachi **16**.

Bacescu, M., u. Mayer, R., 1956: Cercetari Asupra Ghidrinilor (*Gasterosteus aculeatus* L.) Din Apele Rominesti. Bul. Inst. Cerc. Piscicole **15**, 2.

Baggerman, B., 1957: An experimental study of the timing of breeding and migration in the Three-spined stickleback. Arch. Néerl. Zool. **7**.

Berg, L. S., 1932: Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas. Zoogeographica **1**, 2.

– 1949: Die Süßwasserfische der UdSSR (I—III). 4. Aufl. Moskau und Leningrad (russ.).

Bertin, L., 1925: Recherches Bionomiques, Biometriques et Systématiques sur les Epinoches (Gasterosteides). Ann. Inst. Oceanogr. Monaco **2**, 1.

Boulenger, G. A., 1893: Note on the variations of the lateral shields in the Three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). Ann. Mag. Nat. Hist. ser. **6**, 11.

Breder, C. M., jr., 1951: Studies on the structure of the fish school. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **98**, 1.

Craig-Bennett, A., 1931: The reproductive cycle of the Three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. Philos. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, **219**.

Duncker, G., 1927: Die Verbreitung der Süßwasserfische in der Nordmark. Arch. Hydrobiol. **17**, 4.

— 1935: Die Fische der Nordmark. Lipsius und Tischer, Kiel.

Ekman, S., 1940: Die bilogische Geschichte der Nord- und Ostsee. Grimpe-Wagler: Tierw. Nord- u. Ostsee **1**, Teil Ib.

Garms, R., 1958: Hydrobiologische Untersuchungen in Flußmündungen des Elbeaestuars (Das biozönotische Gefüge der Kulturgräben im Innen- und Außendeichgebiet). Inaug.-Dissertation Math.-Nat. Fak. Univ. Hamburg. Arch. f. Hydrobiol. Suppl. (im Druck).

Gruvel, A., 1931: Les Etats de Syrie. Soc. d'Editions Geogr. Marit. et Colon., Paris.

Gueylard, F., 1924: De l'adaptation aux changements de salinité. Recherches biologiques et physico-chimiques sur l'Epinoche (*Gasterosteus leiurus* C. et V.) Arch. Phys. Biol. **3**. (Nicht gesehen.)

Günther, A., 1859: Catalogue of the Fishes of the British Museum, London, **1**.

Heckel, J., u. Kner, R., 1858: Die Süßwasserfische der österreichischen Monarchie. Engelmann, Leipzig.

Heincke, F., 1878: Jahresbericht der Commission zur wiss. Unters. d. Deutsch. Meere in Kiel f. d. Jahre 1874—76, IV.—VI. Jahrg.

— 1889: Untersuchungen über die Stichlinge. Öfv. Kongl. Vetensk.-Akad. Förh. No. 6.

Heuts, M. J., 1944a: Calcium-ionen en geographische Verspreiding van *Gasterosteus aculeatus* L. Natuurwetensch. Tijdschr. **26**, 1.

— 1944b: Laterale Bepantsering en Groei bij *Gasterosteus aculeatus* L. Natuurwetensch. Tijdschr. **26**, 1.

— 1947a: The phenotypical variability of *Gasterosteus aculeatus* L. populations in Belgium. Meded. Kon. VI. Akad. Wetensch. **9**, 25.

— 1947b: Experimental studies on adaptive evolution in *Gasterosteus aculeatus* L. Evolution **1**.

Hubbs, C. L., 1922: Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of the water during development. American Naturalist **56**.

— 1923: Seasonal variations in the number of vertebrae of fishes. Pap. Mich. Acad. Sc. (2) **6**, Arts a. Letters, Vol. II.

— 1929: The Atlantic American species of the fish genus *Gasterosteus*. Occas. Pap. Mus. Zool. Michigan, No. 200.

Huitfeldt-Kaas, H., 1923: Einwanderung und Verbreitung der Süßwasserfische in Norwegen, mit einem Anhang über den Krebs. Arch. Hydrobiol. **14**.

Jersel, J. J. A. van, 1953: An analysis of the parental behaviour of the male Three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). Behaviour, Suppl. III.

Jones, J. W., and Hynes, H. B. N., 1950: The age and growth of *Gasterosteus aculeatus*, *Pygosteus pungitius* and *Spinachia vulgaris*, as shown by their otoliths. J. Animal Ecol. **19**.

Jordan, D. S., and Evermann, B. W., 1896: The fishes of North and Middle America. Bull. U.S. Mus. Washington **47**.

Karaman, S., 1929: Beiträge zur Ichthyologie von Jugoslawien I. Bull. Soc. Sc. Skoplje, Sc. Nat. **6**, 2.

Koch u. Heuts, M. J., 1942: Influence de l'hormone thyroidienne sur la régulation osmotique chez *Gasterosteus aculeatus* L. f. Gymn. Cuv. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique **73**.

Kosswig, C., 1954: Beitrag zur Zoogeographie der Seen im Marmaragebiet. Hidrobiologi, ser. B, **1**, 4.

— 1956: Beitrag zur Faunengeschichte des Mittelmeeres. Publ. Staz. Zool. Napoli **28**.

Kühl, H., u. Mann, H., 1953: Beiträge zur Hydrochemie der Unterelbe. Veröff. Inst. Meeresforsch., Bremerhaven, **2**.

de Lattin, G., 1953: Allelhäufigkeit und Rassenbildung bei *Anthrocera* (= *Zygaena*) *ephialtes* L. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg, 1952.

Leiner, M., 1929: Ökologische Studien an *Gasterosteus aculeatus* L. Zschr. Morph. Ökol. Tiere **14**.

— 1930: Fortsetzung der ökologischen Studien an *Gasterosteus aculeatus* L. Zschr. Morph. Ökol. Tiere **16**.

— 1931: Ökologisches von *Gasterosteus aculeatus* L. Zool. Anz. **93**.

— 1934: Die drei europäischen Stichlinge und ihre Kreuzungsprodukte. Vergleichende Betrachtung ihrer Laichzeit, ihrer Körperformen und ihrer Brutpflegetätigkeit. Zschr. Morph. Ökol. Tiere **28**.

Miyadi, D., 1937: Limnological survey of the North Kurile islands. Arch. Hydrobiol. **31**.

Moebius u. Heincke, 1883: Die Fische der Ostsee. Parey, Berlin.

Pfannenstiel, M., 1944: Die diluvialen Entwicklungsstadien und die Urgeschichte von Dardanellen, Mararameer und Bosporus. Geol. Rundschau **34**, 7/8.

Regan, C. T., 1909: The species of the Three-spined stickleback. Ann. Mag. Nat. Hist. (8), **4**.

Rendahl, H., 1931: Ichthyologische Ergebnisse der schwedischen Kamtschatka-Expedition 1920—1922. Arkiv för Zoologi **22A**, 18.

Roth, F., 1920: Über den Bau und die Entwicklung des Hautpanzers von *Gasterosteus aculeatus* L. Anat. Anz., Jena, **52**.

Rutter, Cl., 1896: Notes on freshwater fishes of the Pacific slope of North America. I. On the sticklebacks in California, with special reference to individual variations. Proc. Calif. Acad. Sc. (2), **6**.

Saemundsson, B., 1908: Oversigt over Islands Fiske. Reitzel, Kopenhagen.

Schmidt, J., 1917—1923: Racial Investigations I—X. C. R. Trav. Lab., Carlsberg, **13**, **14**, **18**.

Stephanides, A. J., 1939: Süßwasserfische des westlichen Griechenlands und der Insel Korfu. Athen.

Tåning, A. V., 1944: Experiments on meristic and other charakters in fishes. I. On the influence of temperature in some meristic characters in Sea-trout and the fixation period of this charakters. Medd. Komm. Danmarks Fisk. og Havunders., ser. Fisk., **11**, 3.

Thienemann, A., 1925: Die Süßwasserfische Deutschlands. Eine tiergeographische Skizze. Handb. Binnenfisch. Mitteleuropas, Stuttgart, **3**.

Thompson, W., 1841: On the species of Stickleback (*Gasterosteus* L.) found in Ireland. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 1, **7**.

Tinbergen, N., 1952: Instinktlehre. Parey, Berlin und Hamburg.

Wunder, W., 1930: Experimentelle Untersuchungen am dreistachligen Stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.) während der Laichzeit. Zschr. Morph. Ökol. Tiere **16**.

Dr. Joachim Münzing
Biologische Anstalt Helgoland
Hamburg, Elbchaussee 199

Population.	2		3		4		5		5a		6		7	
mm	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
22														
23														
24														
25														
26														
27														
28														
29														
30														
31														
32														
33										1*				
34														
35														
36														
37										1*			1*	
38														
39	1	2								1*		1*		
40	4	1												
41	5	1								2*				
42	5	3	1*				1*		1*					
43	9	6					1*			2*				1*
44	4	4						1*				1*		
45	5	7	2*			1	1*		2	2*	4	1*		1*
46	3	10				1			6	2*	4		1	
47	2	7	1		1	3		1*	3	4*	4	2	2	1
48	5*	6	2		1	2	3	1*	9	4*	8	1	4	2
49	1*	2	2		3	1	5		12	3	8	3	6	5
50	2*	8	4	1	7	2	9		16	10	12	6	9	6
51		5	10	3	5	2	17	2	19	10	16	7	10	7
52		2	10	3	3	2	22	2	19	11	18	9	11	8
53			12	3	4	1	22	4	16	17	22	13	14	8
54		4*	13	4	8	1	23	3	14	21	20	19	11	10
55		1*	12	5	7	3	22	6	11	23	18	33	5	10
56			8	9	12	6	13	7	8	24	14	38	2	11
57		1*	6	14	10	6	8	8	4	22	4	29		12
58			3	18	4	7	1	10	1	19		27	2	11
59				11	2	10	1	7		13	2	23		8
60				10	4	20		7	1	9		23		7
61				5		11		6		3		14		4
62				3	1	6		5		2		7		3
63				1		3		2				2		3
64				1		1								
65				1		1						1		
66				1										
n	46	70	86	93	77	90	148	72	142	206	77	260	78	118
m	43,53	46,87	53,91	58,06	55,06	58,17	53,58	58,05	52,18	55,81	52,73	56,95	52,41	55,88
σ_m			0,270	0,316	0,365	0,472	0,185	0,328	0,247	0,215	0,487	0,198	0,279	0,351
σ			2,455	3,045	3,207	4,480	2,720	2,725	2,940	2,940	4,720	3,170	2,460	3,780

* = nicht ausgewertet

Standardlänge (in mm)

8		9	9a		10		11		11a		12		12a
♂	♀	♂	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂ + ♀
									2				19
										3			15
													12
					1				2	1			14
					1	1				1			16
	1				2	1				1	3	1	18
1	2			1	1	1			2	2	3	1	21
1	2			2	1					1	5	2	17
4	2			3	1	1			3	2	7	4	15
4	3				2				1	2	9	4	25
9	4		2	3	5	4			2	2	10	3	28
7	4		5	10	2	3	1		2	1	14	10	25
5	7		6	7	1	2		2	2	2	16	15	23
8	5	1	7	7	3	3	3		3	2	22	19	20
12	8	1	12	7	3	6	2		2	1	19	23	20
9	9	6	15	6	3	5	4	2	7	1	21	28	29
10	8	8	17	4	6	7	6		10	2	20	22	28
5	5	13	19	6	3	7	10	2	18	3	18	18	12
5	7	32	20	6	6	8	12	3	29	4	17	25	13
6	7	42	19	3	8	10	10	5	30	6	15	20	13
10	11	34	25	2	7	9	5	5	32	7	12	14	13
12	6	25	31	4	4	9	3	6	28	8	14	11	6
11	7	12	20	4	2	9	1	7	17	9	4	13	9
7	6	6	13	3	4	6	3	12	4	13	6	13	7
2	6	4	7	1	1	3	1	7	7	6	9	12	6
1	13	2	4*				1	3	4	1	3	11	9
1	8	1	4*	1		4		4	3*	2	4	9	8
1	4		1*			3		4	8*	6	2	5	9
1	3		4*					1	2*	3	4	9	6
	5		1*						2*	4	2	10	3
	2								1*	6	3	4	2
	2									5	1	6	3
			1*					1*	1*	7	1	1	4
	2		1*							7	2	2	4
			1*							8			6
	1									6		3	3
										4			2
										4		1	3
								1*		3		2	3
										1		1	2
												1	1
													1
													1
132	150	187	235	80	67	102	62	68	224	147	266	323	500
		41,85	40,87	37,11	37,31	40,09	40,47	44,47	40.94	41,04 54.79			
		0,156	0,223				0,343	0,382	0,263	0,723 0,421			
		2,136	3,290				2,704	3,079	3,781	6,503 3,343			

Anhang: Tabelle 9. *Gasterosteus aculeatus*: Standardlängen (Weibchen) von *trachurus*, *semiarmatus* und *leiurus* aus Station 6

Standardlänge (in mm)	*trachurus*	*semiarmatus*	*leiurus*
50	1	2	
51	2	3	
52	4	4	
53	6	8	
54	8	13	1
55	23	15	2
56	27	21	5
57	35	27	5
58	39	30	7
59	40	30	4
60	41	35	2
61	27	25	2
62	17	15	1
63	10	6	
64	4	3	1
65	4	2	
66	1	1	
n	289	240	30
m	58,40	58,16	57,93
σ_m	0,165	0,193	0,386
σ	2,80	2,99	2,12

trachurus: $m_1 = 58{,}40$
semiarmatus: $m_2 = 58{,}16$
leiurus: $m_3 = 57{,}93$

$m_1 - m_2 = 0{,}24$ $\quad \sigma_{diff.} = 0{,}254$
$m_1 - m_3 = 0{,}47$ $\quad \sigma_{diff.} = 0{,}420$ ($\sigma_{diff.}$ = Fehler der Differenz)
$m_2 - m_3 = 0{,}23$ $\quad \sigma_{diff.} = 0{,}432$

Anhang: Tabelle 10. *Gasterosteus aculeatus* juv.: Standardlänge in mm

mm	Gezeitengräben		Elbufer		Elbmündung	
	a	b	c	d	e	f
11	1	1		2		
12	3	2	3	3		
13	7	7	8	5		
14	22	22	15	10		3
15	42	28	31	21	3	6
16	80	31	34	22	8	13
17	104	28	26	39	20	35
18	122	24	34	43	41	60
19	105	6	20	42	48	68
20	85	6	22	41	95	43
21	34	1	10	16	50	38
22	7		6	6	38	22
23	4		2	3	22	8
24			1	1	16	3
25					10	3
26					1	2
27						1
n	616	156	212	254	352	288
m	18,32	16,61	17,69	18,40	20,71	19,71
σ_m	0,080	0,148	0,166	0,146	0,111	0,120
σ	1,99	1,85	2,42	2,32	2,08	2,10

Anhang: Tabelle 11. *Gasterosteus aculeatus*:

Population.	1	2		3		4		5		5a		6		7	
n	♂+♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
2															
3															
4													2		
5	1		1		1		1			1	2		3		1
6	8	1		2			1	4	1	1	2		1	2	2
7	6	2	1	4	2	2	3		1			1	2	6	3
8					2			1		1	3		1	1	4
9						1					2		3	1	
10			2	1	2		1		1	1	1	1			
11	1		1		1	1		2	3	1	1		2	2	
12	4				1	2		4	2	1	2		2	1	1
13	3	4	1	1	2			3		3	4		5	1	3
14	3	3		1	1		1	4		4	5	1	1	1	
15	5		2	3	3		1	2		2	3	1	4		
16	4	3	2	1	3	2		3	2	2	3		2	1	
17	3	3	1	2	3	2	3	2	4	5	5	1	3	1	3
18	7	1	1	1	1			1	5	3	2	2	7	2	2
19	6	1	2	1	2	4	1	7	1	4	7		7		3
20	8	2	2	2	4	3	1	5	2	4	4	4	2	3	3
21	8			3	3	4	3	4		6	2	1	5	2	4
22	6		7	3	4			3	2	2	4	4	7	6	2
23	2		4	1	2	2		1	2	2	8	1	6	1	3
24	2		2	2	2	5	4	3	3	1	4	1	10	3	4
25	5			3	6	1	4	6	2	3	4	1	5	2	1
26	4		2		3	2	2	3	1	2	6	4	5	4	2
27	4		4	2	1	3	1	3	2	4	8	1	7	3	1
28	8	3	2	3	3	4	1	3	4	2	3	3	6	2	3
29	14	6	6	7	4	4	4	10	5	2	6	8	5	2	3
30	18	9	10	9	6	4	7	16	6	9	12	5	14	4	8
31	27	5	12	12	10	8	21	18	6	25	28	9	42	6	1
32	36	3	4	20	18	16	27	33	15	44	60	23	85	17	3
33	6		1	2	3	7	3	7	2	6	8	4	13	3	1
34												1			
n	188	46	70	86	93	77	90	148	72	141	199	77	257	77	116
(*m*)	24,57	24,54	25,83	25,73	24,33	26,36	27,41	25,76	25,18	26,55	26,39	28,15	26,81	23,74	26,28

Anzahl (*n*) der Knochenschilder

8		9	9a		10		11		11a		12		12a
♂	♀	♂	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂+♀
					2								
					4	4							
			1		19	26				1	1	3	3
1	2	15	20	12	29	64		2	12	8	20	39	40
5		61	55	30	12	7	21	16	72	31	70	71	129
2	1	88	75	17	1	1	38	38	119	37	122	86	79
1		5	20	6			2	7	7	3	9	20	10
1		1*	2*				1	2			3	1	
3	3	1*	1*	1*									
4	2	1*	2*					1*		1*			1*
3			4*	1*				1*					
1	2	2*	3*	1*									1*
1		1*	6*	2*									
	2		2*	1*									
1	1	3*	3*										
3	1	3*	3*										
2	3	1*	4*	3*									
1	2	2*	4*										
5	3		4*	2*									
6	5	1*	2*	1*				1*					
1	5		3*	1*									
5	2	1*	1*										
1	6	1*	1*										
				1*									
4	1												
	4												
2	6		1*										
4	4		1*	1*									
9	8												
18	21												
43	54												
4	11												
132	150	169	171	65	67	102	62	65	207	80	225	220	261
25,18	27,37	6,49	6,36	6,26	4,71	4,75	6,73	6,86	6,56	6,41	6,56	6,36	6,20
		0,054	0,059	0,108	0,120	0,067	0,077	0,086	0,044	0,087	0,052	0,055	0,04
		0,700	0,770	0,871	0,982	0,681	0,605	0,689	0,635	0,774	0,783	0,815	0,78

* = bei der Errechnung der Parameter nicht berücksichtigt

Anhang: Tabelle 12. *Gasterosteus aculeatus*:

	Popu-lationen	2		3		4		5		5a		6		7	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
D_2	8														
	9		1		1			2	2	3	3		2	1	
	10	5	13	14	16	10	20	12	21	23	36	10	56	10	20
	11	22	42	50	55	48	62	86	34	68	115	41	151	36	67
	12	18	12	21	21	16	8	46	15	45	42	24	48	26	29
	13	1	2	1		3		2		2	3	2		4	
	m	11,33	11,01	11,10	11,03	11,16	10,87	11,23	10,86	11,14	11,03	11,23	10,95	11,28	11,08
	σ_m			0,072	0,069	0,079	0,057	0,055	0,070	0,066	0,051	0,072	0,041	0,092	0,060
	σ			0,669	0,667	0,690	0,545	0,672	0,595	0,780	0,717	0,705	0,659	0,809	0,648
A_2	6				2		1		1						
	7		7	7	10	7	10	5	10	7	21	1	32	2	10
	8	23	29	39	55	43	67	63	37	52	113	24	145	24	73
	9	20	29	38	23	22	12	75	22	75	53	50	76	41	31
	10	3	5	2	3	2		5	2	7	12	2	4	7	2
	11													3	
	m	8,57	8,46	8,53	8,16*	8,21	8,00	8,54	8,19	8,58	8,28	8,69	8,20	8,81	8,22
	σ_m			0,074	0,077	0,079	0,057	0,051	0,090	0,056	0,052	0,062	0,042	0,091	0,075
	σ			0,687	0,741	0,695	0,540	0,621	0,763	0,667	0,732	0,544	0,666	0,797	0,810
Vert. S.	29		*					2					3		
	30	7	11	6	19	16	14	15	14	23	29	13	32	15	13
	31	32	51	70	66	58	66	111	50	90	138	52	167	48	62
	32	7	7	10	8	3	10	20	8	28	32	11	55	12	39
	33											1		2	2
	m	31,00	30,94	31,05	30,88	30,83	30,96	31,01	30,92	31,04	31,02	31,00	31,07	31,01	31,26
	σ_m			0,046	0,055	0,054	0,053	0,045	0,065	0,051	0,039	0,069	0,039	0,077	0,063
	σ			0,431	0,528	0,470	0,507	0,541	0,550	0,603	0,555	0,607	0,618	0,678	0,674
	n	46	70	86	93	77	90	148	72	141	199	77	257	77	116

* — Lordose mit 26 Wirbeln

Variabilität für D_2, A_2 und Vert.S.

8		9	9a		10		11		11a		12	
♂	♀	♂	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
					1		1					
2	3	2			1	3	2		2		3	1
34	43	31	23	10	16	20	15	17	49	29	29	23
80	93	100	106	44	45	70	37	45	146	47	117	141
16	11	53	83	25	4	9	7	6	10	5	75	55
		1	6	1							1	
10,83	10,75	11,11	11,33	11,21	10,75	10,83	10,76	10,84	10,79	10,70	11,19	11,14
0,056	0,050	0,052	0,047	0,075	0,086	0,061	0,097	0,068	0,037	0,064	0,047	0,040
0,644	0,615	0,710	0,700	0,669	0,660	0,615	0,765	0,563	0,531	0,580	0,708	0,596
	3						1		2			6
16	29	22	4	6	2	1	19	24	61	34	31	41
72	99	101	91	40	11	54	40	38	124	43	123	129
44	19	57	104	32	51	47	2	5	20	4	68	47
		7	18	2	3				1		3	2
			1									
8,21	7,89	8,26	8,63	8,38	8,82	8,45	7,69	7,60	7,78	7,51	8,19	8,04
0,056	0,052	0,052	0,046	0,074	0,067	0,051	0,072	0,077	0,043	0,066	0,045	0,046
0,642	0,625	0,712	0,680	0,663	0,548	0,520	0,566	0,634	0,620	0,592	0,677	0,675
						1		1				
16	9	3	3	3	4	11		6	12	4	2	2
81	101	84	62	29	57	88	41	31	122	43	87	75
38	34	98	133	37	6	2	21	28	73	34	126	139
1	2	2	20	11				2			10	4
31,23	31,22	31,53	31,78	31,70	31,03	30,89	31,34	31,35	31,29	31,37	31,64	31,66
0,055	0,046	0,040	0,042	0,084	0,047	0,039	0,061	0,091	0,040	0,064	0,039	0,036
0,629	0,566	0,550	0,620	0,751	0,388	0,396	0,477	0,748	0,579	0,580	0,582	0,530
132	150	187	218	80	67	102	62	68	207	81	225	220

Anhang:

Tabelle 13. *Gasterosteus aculeatus*: Die Knochenbeschilderung in den Kreuzungen

Schilderzahl	Kreuzungen																
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	K	L	M	N	O	P	Q	R	S
4		72											11			2		
5		94						2	4	2			34	4		15	6	
6		33						2	1	17	4	5	25	22	49	16	23	
7								2		12	11	24	8	38	79	5	20	2
8												9	5	17	11	2		2
9												2				6		3
10												6				7		7
11					2							6				9		7
12					1			2			1	8				2		5
13			1	1				1			1	8		1		1		6
14				1				1			2	8	1			4		8
15				1	3			2		2	2	9	2	3		5		5
16			3		2	2		1		1	2	8	4	5		5		5
17				4	3	6			1	3	4	10	7	6	2	3		3
18				13	8	2		2	2	4	3	10	10	6	8	2		4
19				12	10	16		2		3	3	11	13	8	15			5
20			1	16	5	12			3	5	4	12	12	16	27	1		3
21	1		1	9	6	10		1	3	6	2	14	6	14	37			2
22			1	10	5	15	1	2	2	5	3	11	3	5	31			1
23			1	14	7	26	1		1	4	4	12	1	3	17			1
24			6	11	8	24	1		2	4	1	11	1	1	7			3
25			3	8	6	16		1		1	1	10			2			
26			3	13	7	20	1	1				7						
27			1	6	11	12	1			1		7						
28			1	6	5	14		2				5						
29			4	13	3	2	1					3						
30	3		6	40	29	4	3	3		2		12					5	
31	15		10	33	36	10	6	6		7		25					19	
32	56		5	14	19	9	7	6	4	16	3	46					18	
33	4		3				2	2	2	8		11					3	
n	79	199	50	225	176	200	24	41	25	104	51	310	143	148	285	85	94	72

Ernst Palmén and Bernhard Lindeberg
Zoological Institute, and the Tvärminne Zoological Station, Helsinki University

THE MARINE MIDGE, CLUNIO MARINUS Hal. (DIPT., CHIRONOMIDAE), FOUND IN BRACKISH WATER IN THE NORTHERN BALTIC

Contents

Occurence of *Clunio* in the different coastal regions 385
Taxonomic position of the brackish-water *Clunio* 387
Phenology of the Northern Baltic *Clunio* 388
Time of emergence and swarming 389
Sex ratio 391
Conclusions 391
Summary 392
References 393

Clunio marinus Hal. is one of those species of Chironomids which have generally been regarded as more or less strictly marine (for review, see Caspers 1951, Thienemann 1954, and Remmert 1955 and 1958). Hence it was rather surprising to observe that this species occurred regularly and fairly abundantly at the mouth of the Gulf of Finland, in the northernmost part of the Baltic Sea. In 1958, the authors made observations on the phenology and adundance relations of this species in the surroundings of the Tvärminne Zoological Station, S. Finland, an area where the salinity of the surface water does not exceed 6‰.

The area of observation is situated just south of the Zoological Station (Fig. 1), in an area where, owing to the grinding and sculpturing action of the inland ice-sheet of glacial time, there is a belt of numerous islands gradually decreasing in size and number towards the open sea (for reference, see Häyrén 1931, Segerstrale 1956, e. g.). The sea-bottom being uneven, there are numerous underwater peaks reaching near the surface far beyond the continuous region of islands; hence there are places only a few meters deep several kms. outside the island region.

So far there is no comprehensive report on the Chironomids living in the brackish-water area in question, but the senior author (Palmén) has carried out studies on the Chironomid populations of the more or less sheltered and comparatively shallow parts of the area, chiefly in the waters surrounding the Tvärminne Zoological Station (cf. Fig. 1). In a large material of adults and exuviae collected with the aid of submerged traps of the Brundin type (cf. Palmén 1955, Mundie 1956), from depths varying between 0.5 to 14 m, not a single specimen of *Clunio marinus* was encountered.

In the late summer of 1957, the junior author (Lindeberg) found altogether three exuviae of *Clunio marinus* in a sample taken from the sea surface with the aid of a plankton net. The observations were not continued then, because it was too late in the season to carry out continuous observations. In 1958, regular observations were made in order to obtain more evidence about the unexpected occurrence of *Clunio* in the area in question.

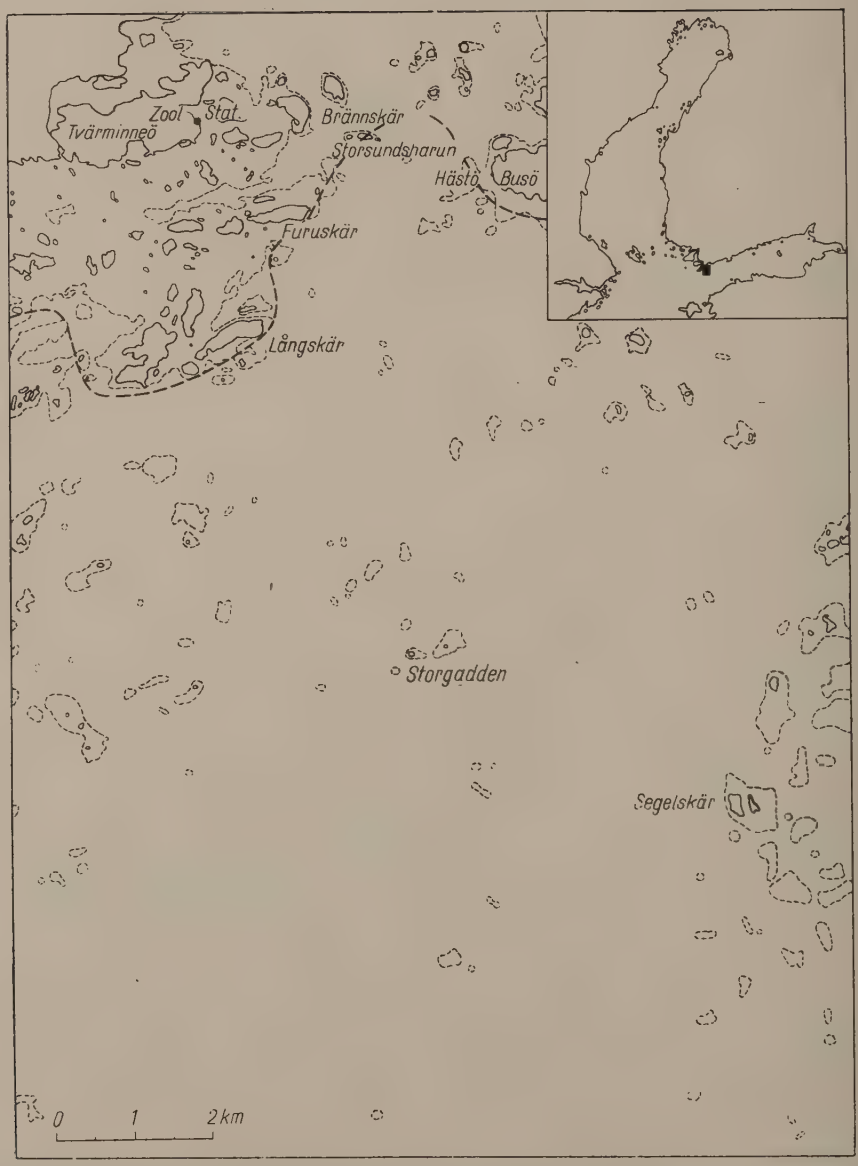


Fig. 1. Map of the area of observation. The fine broken lines indicate areas less than 10 m deep, the heavy broken line is the border between the outer archipelago zone („die äußeren Schären" of Häyrén 1932) and the sea zone (Meereszone). The main collecting localities are the waters around Storsundsharun (the small island just north of the letters RS), the shallow area just south of Långskär, the waters surrounding Storgadden, and the shallow place south of the latter, at the base of the map. Drawn after the Finnish nautical chart, 1945, by Toini Tikkanen.

Methods

Because the emergence trap method is unsuitable for work in places where there is no shelter against wind and rough sea, it was almost impossible to employ the method used for more sheltered localities in the same area (cf. PALMÉN 1955, e. g.). The authors therefore decided to use the well-known technique of collecting exuviae and or adults floating on the surface, i. e. a technique originally invented by THIENEMANN (1910; cf. also THIENEMANN 1954, p. 243) and since then successfully employed in numerous studies on chironomids (cf. THIENEMANN 1936, 1941; HUMPHRIES 1938, LENZ 1955). To collect exuviae, a plankton net of about 40 cm in diameter (H. BODMER'S silk gauze No. 46) was fixed on a staff and pulled along the surface from a motorboat at low speed. It proved important to keep at least half the diameter of the net above the surface, because otherwise the stream passing through the net may easily damage the exuviae gathering at the bottom of the net.

In this way, samples were collected from the surface throughout the summer season of 1958 at more or less regular intervals, starting from the end of May, i. e. at a date when the water temperature at the surface was still only about 10° C. In order to get some idea of the abundance relations of *Clunio* and other species in the different regions from the coast outwards, samples were taken both just at the border of the so-called sea zone (comp. Fig. 1 and SEGERSTRÅLE 1956, p. 58) and from the open sea about 5—6 km south of the outhermost islands, as well as in a few localities between these limits. In this way, material showing the regular and fairly abundant occurrence of *Clunio marinus* was obtained.

In addition, a few attempts were made to collect emerging adults of *Clunio* with the aid of underwater traps in order to get a more detailed idea of the actual habitats of the *Clunio* larvae. These experiments were, however, unsuccessful; several traps were lost because of the rough sea, and the only result of these attempts was the capture of two adult males of *Clunio*.

Occurrence of Clunio in the different coastal regions

So far, there have been no direct observations on the actual habitats of the *Clunio* larvae in the Tvärminne area. The data given below are chiefly based on the data obtained from a study of the collection of adults and/or exuviae from the surface of the sea.

It is interesting to note that not a single specimen of *Clunio* is incuded among the collection of well over 50000 adult Chironomids made in 1952—54 in the more sheltered waters just around the Tvärminne Zoological Station. In addition, it is interesting to note that *Trichocladius vitripennis* MEIG., one of the commonest species of the sea zone and one of those species which was very regularly found in the same surface samples where *Clunio* also occurred, has proved relatively common also in the more sheltered region where *Clunio* has not been encountered. These facts indicate that *Clunio* does not occur in the more sheltered areas.

Two adult males of *Clunio* were obtained with the aid of the underwater traps mentioned above, one on 25. VII. 1958 on the northern shore of the rocky island Storsundsharun, from a depth of about 1.5 m, the other on 29. VII. 1958 at the southernmost end of the island Brännskär, from a depth of about 2 m (see Fig. 1). In both localities the rocky bottom has a vegetation consisting chiefly of low *Fucus vesiculosus*, *Cladophora* and *Dictyosiphon*. These samples show that larvae of *Clunio* occur at a depth of about 2 m, at least, in this area.

On the other hand, a large number of floating exuviae were collected both just around the islands of Storsundsharun and Långskär, and quite far from the nearest islands, from spots where there are numerous underwater rocks reaching near the surface but where the minimum depth is nevertheless between 2—5 m. Around the rather isolated rock Storgadden, observations made on a perfectly calm day (29. VII.

1958) revealed a number of adult *Clunio* males swarming on the surface of the sea in an area where the depth is about 3—8 m. As the time of observation was preceded by an unusually calm night and early morning, it is highly probable that the adults had emerged very near the place of observation. These observations indicate that the Baltic *Clunio* is not restricted to the shore waters, but is able to live in the open sea at depths varying between at least 3 and 8 m, as is known for the populations living in the Bay of Kiel at the southern end of the Baltic Sea (Remmert 1955).

Table 1. Occurrence of exuviae and adults of *Clunio marinus* in the samples collected in 1958 from the surface of the sea south of the Tvärminne Zoological Station, S. Finland. For the localities, see map in Fig. 1.

Locality	Date	Time of day	Number of exuviae viz. sex ratio (♂:♀)	Number of adults viz. sex ratio (♂:♀)
Storsundsharun	16. VII.	About noon	2♂ + 1♀	0
Storsundsharun	23. VII.	About noon	∞, 50:1	>500, 1:4
Storgadden	23. VII.	22.15—22.30	58♂ + 2♀	11♂ + 2♀
Långskär	23. VII.	21.45—22.00	129♂ + 35♀	17♂ + 14♀
Storsundsharun	24. VII.	02.20—02.50	77♂ + 12♀	19♂ + 20♀
Storsundsharun	24. VII.	14.00—14.10	21♂	0
Storsundsharun	25. VII.	About 19.00	3♂	0
Storsundsharun	25. VII.	23.15—23.25	0	2♂
Storsundsharun	26. VII.	07.30—07.50	1♀	16♂ + 13♀
Storsundsharun	26. VII.	17.20—17.45	2♂	0
Storsundsharun	26. VII.	20.20—20.45	0	0
Storsundsharun	27. VII.	00.15—00.45	0	0
Storsundsharun	27. VII.	04.10—04.30	19♂ + 14♀	11♂ + 5♀[1])
Storsundsharun	27. VII.	10.10—10.30	0	3♂ + 1♀
Storgadden	29. VII.	10.35—10.45	42♂ + 18♀	72♂ + 41♀[2])
Open sea, about 5 km S of Storgadden	29. VII.	11.15—11.25	200♂ + 23♀	63♂ + 12♀[3])
Storgadden	29. VII.	12.10—12.25	89♂ + 12♀	22♂ + 9♀
Storsundsharun	2. VIII.	04.00—04.10	7♂	4♂ + 2♀
Storsundsharun	7. VIII.	About 10.00	12♂	1♂
Storsundsharun	8. VIII.	About 10.00	2♂	1♂
Storgadden	8. VIII.	About noon	12♂ + 1♀	3♂
Open sea, about 5 km S of Storgadden	8. VIII.	About 13.00—13.20	14♂ + 1♀	0
Storsundsharun	13. VIII.	10.00—10.15	0	11♂
Storgadden	18. VIII.	10.45—11.00	2♂	0
Open sea, about 5 km S of Storgadden	18. VIII.	12.10—12.25	2♂	0
Storgadden	28. VIII.	About noon	1♀	0

[1]) When brought into the laboratory, these adults were very active, and when put in glass jars on wet filter paper, two pairs copulated almost immediately.

[2]) This sample was collected on a perfectly calm day just around the small island. Most adults were alive and active, and copulating behaviour was observed frequently.

[3]) This sample was collected on a perfectly calm day from a place where there are shallow places only about 3—5 m in depth. The *Clunio* specimens were in the same condition as those mentioned under [2]). Several males were observed flying quite actively on the surface, and some copulae were also observed.

It is also interesting to note that larvae of *Clunio* were found at about 4 m depth in the Kattegat and in the Sound (Öresund) (Caspers 1951, p. 496), presumably from habitats where the larvae live on stones covered by a growth of algae. In such places, the entire adult stage must be passed through without any connection with land, i. e. under conditions presenting a great contrast to those where Caspers (1951), for instance, made his careful studies on this species.

The observations made in 1958 on the occurrence of adults and exuviae in the Tvärminne area are summarized in Table 1.

Taxonomic position of the brackish-water Clunio

A comparison of the material of *Clunio* from the Tvärminne area with previous descriptions of *C. marinus* (see for instance Carpenter 1894, Thienemann 1915, Goetghebuer 1932 and 1950, Stone and Wirth 1947, Coe 1950) leaves little doubt about the identity of the Northern Baltic population with this species. The authors were also able to compare their material with a few specimens of *C. marinus* from the Helgoland population[1]). However, there are certain points which indicate racial differentiation of the Northern Baltic population both in morphological and ecological respects.

The males of the Northern Baltic population seem to be identical with those from Helgoland in every detail. According to the rather meagre data in the literature, however, the males of the marine *C. marinus* are 1.5—2.0 mm in length (Goetghebuer 1950) whilst the Northern Baltic males are 2.0 —2.5 mm. This disagreement of the data may, however, be due to the fact that the earlier data have usually been based on dry specimens, whilst our specimens are preserved in alcohol. The *Clunio* males from Helgoland are of the same size as the males of our material. According to Coe (1950) the wing length of marine males of *Clunio marinus* is 1.2 —1.4 mm, whilst it is 1.6 —1.9 mm (mean about 1.8 mm) in the Northern Baltic males. The wing lengths of a few males collected by the author Lindeberg in the Sound are 1.4, 1.4, 1.5 and 1.7 mm. So far it is impossible to decide whether there is a true difference in wing length between the marine and brackish-water populations; further studies based on ample material are necessary to solve this problem in detail.

There are very few data on the size of the females, probably owing to the fact that the length of the females is largely dependent on the egg content of the abdomen. The figures published by Caspers (1951, Fig. 14, and Plate VII, Figs. 1 and 2) show that those females of the Helgoland population which have not oviposited are distinctly larger than the males, and according to the scale in Carpenters (1894) figure of the female, the body length appears to be about 3.0 mm. The same is also true of a non-oviposited female from Helgoland which was preserved in alcohol by Prof. Caspers and placed at our disposal. The Northern Baltic females are distinctly smaller, only about 2.0 mm. It is true that the size of the females changes very much with oviposition, but in the authors' material there are many obviously non-oviposited females, including females captured in copula, which are distinctly smaller than the males and quite distinctly smaller than females of the Helgoland population in a similar state. The size difference observed is exclusively due to the difference in size of the abdomen, indicating that the number of eggs produced by the Northern

[1]) The authors are indebted to Prof. H. Caspers, of Hamburg, Germany, for placing these specimens at their disposal.

Baltic females may be smaller than that of the true marine females. This is in agreement with the generally known fact that the reproductive capacity of brackish-water populations of a certain species is lower than that of marine populations of the same species, i. e. the reproductive capacity is greatly affected by the extreme conditions prevailing at the geographical and ecological limit of the species.

The exuviae of the Northern Baltic *Clunio* agree very well with the description by Thienemann (1915, cf. also 1944[1]), based upon material from the Kattegat just between the Baltic Sea and the North Sea. According to Thienemann, the male and female exuviae are equal in size (3 mm). In the material from the Northern Baltic, male exuviae are distinctly larger than the female ones (3.3—3.7 viz. about 3.0 mm). Unfortunately we have been unable to find any data relating to the exuviae of the Helgoland population or any other truly marine population, so it still remains obscure whether the difference in the sizes of the exuviae of the two sexes is a peculiarity of the form living in an area where the tidè is negligible. As Thienemann's material is also from an area where tidal changes of the water-level are very small, it is possible that the population studied by him is more closely related to the Northern Baltic population than to those living in the tidal zone of such areas as Helgoland, for instance.

The possibility exists that there are two ecological races of *Clunio* in Northern Europe, viz. the race living in the tidal zone of the Atlantic coast, with large females, a large number of eggs per female and with a behaviour peculiarly adapted to the tidal zone, and the Northern Baltic race with small, more or less pelagic females producing a small number of eggs and living in an environment where adaptations to tidal zone do not occur. The problem of a possible morphological differentiation of the European *Clunio*, however, remains open till much more material has been collected from different parts of the area of this species, particulary from several localities on the European Atlantic coast, from the Mediterranean and from the Black Sea where the *Clunio* populations show definite adaptations to local conditions.

Phenology of the Northern Baltic Clunio

During the period from the end of May till about mid-July, exuviae of *C. marinus* were not found, although a number of other species were found in abundance and although samples were taken from places where this species later proved to occur abundantly. The first three exuviae were found on 16. VII. 1958, and from 23. VII. onwards exuviae and/or adults were found almost regularly until 28. VIII. As is seen from the figures in Table 1, there was a burst of emergence of *Clunio* around 23. VII., and at this time the species was clearly more abundant than any other species. The number of exuviae and adults was high until at least 29. VII., and it seems obvious that the time of maximum emergence for 1958 occurred just at this time, the numbers of adults and exuviae then decreasing fairly continuously towards the end of August. It should be pointed out that in 1958 the collecting was continued more or less regularly from the end of August till the latter part of October, but not a single specimen of *Clunio* was encountered during this time, so the seasonal period of emergence apparently ceases by the end of August.

[1]) The identification of the *Clunio* exuviae with the help of Thienemanns (1944) well-known monograph of the immature stages of the Orthocladiinae is not an entirely straightforward matter, because the key to the exuviae obviously refers to female exuviae only. The only figure (Abb. 2) is also of the female.

According to CASPERS (1951, p. 505) the Helgoland population of *Clunio marinus* seems to have five generations per summer season (May—October), and on the coasts of the Black Sea adults are to be found throughout a period ranging from early May till October. Furthermore, REMMERT (1955) writes: „An der Ostsee scheinen zwei Schwärmzeiten vorhanden zu sein: Mai und Ende Juli—Anfang August." For the Northern Baltic population, the situation seems to be entirely different: The observations for 1958 clearly indicate that there is only one generation in this area, starting to emerge around mid-July, emergence then continuing for about 6–7 weeks and gradually decreasing in intensity towards the end of August. The period of maximum emergence probably varies according to the date of the warming-up of the water to a certain level, and in climatically favourable years it may even occur a couple of weeks earlier than in 1958. If more than one generation developed in this area, one would expect some signs, at least, of a second peak in the numbers of adults and exuviae floating on the surface, but this was not the case. It is interesting to note that CASPERS (1951, p. 505) estimated the minimum time required for larval development of the Helgoland *Clunio* as about 2 months. For the Northern Baltic population there is as yet no evidence for this, but if two months is set as the minimum time for larval development, there can obviously be no question of more than one generation per summer even in those years that are climatically most favourable.

According to our observations, the period of maximum emergence is rather short, covering only about one week or slightly more. In this respect, however, different years probably will show differences correlated with the temperature relations. The fact that the entire period of emergence extends over 6 weeks or more is in the present authors' opinion due to the fact that the phenology of emergence is not identical for the entire area in question, the inner parts of the area of observations being climatically more favourable than the outer ones. In the inner parts of the area, the water temperature rises earlier than on the open sea, hence the emergence of *Clunio* will start earlier in the former.

It is well-known that in a lake, for instance, the emergence of those species that inhabit a wide range of depths with often very different temperature conditions extends over a considerable period of time, the individuals of shallow-water populations emerging much earlier than those which live in deeper waters that warm up consiberably later. This general trend was clearly illustrated by BRUNDIN (1949, p. 562) for *Acricotopus thienemanni* GOETGH., *Heterotanytarsus apicalis* KIEFF. and *Ablabesmyia monilis* (L.) (see also THIENEMANN 1954, p. 242). This likewise seems to be a feature common to those Chironomid species which occur at different depths in the waters surrounding the Tvärminne Zoological Station (PALMÉN, unpublished).

The continuous decrease in numbers of *Clunio* exuviae and adults towards the autumn may also be due to a lower density of the larval population at those depths where the last individuals emerge. On the other hand, the rather long period of emergence can be taken to indicate that the larvae occur at different depths, from very near the surface to about 8 m, at least.

Time of emergence and swarming

According to CASPERS (1951, p. 517), in the Helgoland populations of *Clunio marinus* the majority of adults emerge between 16.30 to 19 hr.; the time of emergence is correlated with the time of low tide, so the adults emerge from places that are not submerged at the time of emergence. CASPERS also reported interesting data about the time of emergence of adults in those populations of *Clunio* which live on the

coast of the Black Sea where the tide is ecologically negligible: Here there seems to be no emergence in the afternoon, but adults are to be found in great numbers early in the morning, at about 06—08 hr. local time. In this case also a correlation between the time of emergence and the diel change of the water-level seems to be obvious. Owing to land-breeze during the night, the shallow places inhabited by the *Clunio* larvae become exposed during the night, and pupal emergence is correlated with this phenomenon, so that the majority of adults emerge just at the time when their habitat lies exposed. Some observations indicate that similar periodic phenomena occur in other species of Clunioninae also (Tokunaga 1935).

In the populations of *Clunio marinus* living in the southern part of the Baltic Sea where the tide is ecologically negligible there is, according to Remmert (1958, p. 3), no tidal periodicity of emergence; the time of day at which the adults emerge is not known in detail however. The same is true of the Mediterranean, too (Remmert l. c.). In the Northern Baltic the tide is also ecologically negligible, neither are there other changes of the water-level showing a regular diel periodicity. Hence, if the *Clunio* population living in this brackish-water area is ecologically adapted to the prevailing conditions, it can be presumed that these populations cannot show the same emergence periodicity as those living in the tidal zone of Helgoland, for instance. If such a periodicity existed, it could not have the same selective value as in areas where there are conspicuous tidal fluctuations of the water-level, unless other selective factors cause similar timing of the emergence mechanism.

So far the authors have been unable to record the emergence from a certain Northern Baltic larval population in detail, but some conclusions can be drawn from the observations presented in Table 1. Assuming that the length of life of the adult midges is comparatively low, even in the Northern Baltic[1]) (probably not more than about 15 hours or slightly more), finds of active adult midges on the sea surface can be taken as a sign of the time of pupal emergence. It is a striking fact that we have very rarely found active adults in the afternoon, i. e. between about noon and midnight. On the other hand, active adults have been found in abundance both during the night and in the morning, till about noon. Summarzing the data presented in Table 1, the following general picture is obtained about the time of emergence in the Northern Baltic *Clunio marinus*.

It seems obvious that emergence starts soon after midnight (cf. the observations for 23. VII.) and continues throughout the night (cf. 27. VII.), perhaps even during the early morning. It is interesting to note that sexually active males were found on several occasions; this can be taken as evidence of their being newly-emerged. On 24. VII., a copulating pair in good condition was collected from the surface about 02.30 hr., on 27. VII. the adults collected around 04.30 hr. were very active and started copulation when brought into the laboratory, and on 29. VII. between 10.30 and 11.30 hr. copulating pairs and "swarming" males were seen quite frequently on the perfectly calm surface of the open sea, both around the rock Storgadden and about 5—6 km south of this island. All these observations indicate that pupal emergence of *Clunio marinus* is chiefly nocturnal in the area in question. The exhausted condition of the adults found in the afternoon and towards sunset serves to confirm this impression.

[1]) Caspers (1951, p. 515) discussed the data on length of life of the adults of the Helgoland population and stated that males which had not copulated were exhausted and unable to copulate 15 hours after their emergence, and according to Tokunaga (1935, p. 5) the females of *Clunio pacificus* Edw. often die before they have oviposited, about 50 % of the eggs remaining in the ovaries.

If the above interpretation is correct, the Northern Baltic brackish-water population of *Clunio marinus* would show a definite difference in time of emergence when compared with the Helgoland population, where emergence occurs chiefly in the evening hours. On the other hand, in the Black Sea population of *Clunio* the time of emergence seems to be approximately the same as that of the Northern Baltic (cf. CASPERS 1951).

It is known that in the Northern Baltic the pupal emergence of certain very abundant species of Chironomids is chiefly nocturnal (PALMÉN 1955), presumably because this type of diel periodicity will have a selective value in areas where the nights are usually calmer than the days. If future studies confirm our assumptions about the time of emergence of the Northern Baltic *Clunio*, this species would belong to the same type as many other species of the same area, thus being definitely adapted to local conditions.

Sex ratio

Since the samples collected from the Tvärminne area cannot be regarded as strictly quantitative, estimation of the sex ratio has to be based upon the numbers of adults and exuviae of both sexes in the surface samples. From the data of Table 1 it can be concluted that at the beginning of the period of emergence the male exuviae were in the overwhelming majority (see data for 23. VII. 1958; in this very large material of exuviae the ratio of males to females was about 50 : 1). The situation thus seems to be the same as in Helgoland, where CASPERS (1951, p. 508) observed the same trend just at the beginning of the period of emergence. Later on, the relative number of females increases, but the predominance of the males is still quite clear, about 6—7 : 1. As it can be supposed that the capacity to float is almost equal in male and female exuviae, these figures probably give a true picture of the sex ratio.

As regards the adults, it seems possible that the relatively inactive wingless females will be captured by the plancton net more easily than the males flying actively on the surface. Hence it is not surprising that the predominance of males is less pronounced in the adults, only about 2 : 1.

Conclusions

The discovery of an abundant population of *Clunio marinus* in the Northern Baltic is interesting both zoogeographically, ecologically and taxonomically.

REMMERT (1955, p. 27), in his review of the Diptera of the North Sea and the Baltic Sea, gives the salinity range of *Clunio marinus* as 15—35‰, and as late as 1958 REMMERT wrote: „*Clunio marinus* verträgt Schwankungen des Salzgehaltes nur schlecht. Die Larven sind an den Bereich von 12 bis höchstens 40‰ gebunden; aber selbst Schwankungen innerhalb dieses Bereichs können tödlich wirken. Dementsprechend geht die Art in die Ostsee nicht sehr weit hinein." The discovery of an abundant population of *Clunio marinus* in the Northern Baltic, in an area where the salinity is only 6‰, shows clearly that this species is well adapted to brackish-water conditions, being thus definitely euryhaline.

The adaptivity of the Clunioninae to freshwater conditions is well-known for other species of this group. Thus WIRTH (1949, p. 152) writes: "It seems remarkable that the Clunioninae, a specialized group of Tendipedidae generally restricted to the sea shores, contain members which have been repeatedly found to withstand, or even to prefer, fresh-water or water of lower salinity than sea water. This characteristic might be taken to indicate that the group originally branched off from the other Tendipedidae and became adapted to a littoral existence because of considerable competitive pressure in the fresh-water environment. This pressure may then have

become alleviated in some manner or other through long periods of time by lessening of the competitive factors. It then would seem possible that those species of Clunioninae in which the adaptation to the salt-water environment had not become rigidly fixed genetically might independently have come to utilize those adjacent fresh-water niches which today are not crowded." "Being physiologically euryhaline, *Clunio marinus* would thus seem to be able to meet the competitive pressure of those fresh-water species of Chironomids which are able to live under the same conditions in the Northern Baltic."

It is a well-known feature of the Baltic Sea and its bays that a number of euryhaline marine organisms have an area of distribution which may extend northwards to the southwest coast of Finland, in many cases even further north and east in the Gulf of Bothnia or the Gulf of Finland, respectively (for reference, see Välikangas 1933, Segerstråle 1957, Remane 1958). It is now clear that *Clunio marinus* belongs to this zoogeographically and ecologically interesting group of marine organisms. Finds of this species from the area between SW-Finland and the Bay of Kiel are not known so far, but in the authors' opinion it is obvious that future studies will reveals more or less continuous distribution of this species along the entire Baltic basin.

As regards the lower limit of the salinity range of *Clunio marinus*, further studies are necessary to show whether the species tolerates salinities lower than 6‰, or whether the locality dealt with in the present paper lies at the extreme limit of the range of this species.

The data presented above suggest that the Northern Baltic *Clunio marinus*, with its peculiar characteristics both in ecological and morphological respects, may be a brackish-water race. The diel cycle of pupal emergence of this race does not show those peculiar features which have been described for populations living in the tidal zone. Furthermore, the females are of much smaller size than those living in the tidal zone. The latter fact, particulary, might be regarded as an adaptation to the more or less typically pelagic life of the adults: Relatively smaller females with a smaller body weight might be able to meet the requirements of the actual process of emergence and floating on the surface more easily than the comparatively heavy females which copulate and lay eggs on "dry land" during low tide. From this point of view, the common phenomenon of decrease of the reproductive rate of marine organisms towards lower salinities might be of adaptive value to the species in question. It remains to be checked whether *Clunio* females from localities with higher salinities, but without tidal changes of the water-level, show the same decrease in the size of the females than do the Northern Baltic populations.

It was suggested above that the Northern Baltic *Clunio marinus* has only one generation per year. The delay in the onset of emergence till about mid-July, as compared with the data from the Southern Baltic, where emergence of the first generation starts during the latter half of May, is remarkable, because this difference can hardly be due to different temperature conditions in these areas. The possibility exists that the Northern Baltic *Clunio* has a mechanism timing the start of emergence in such a way that the seasonal cycle will be well adapted to the local conditions existing in the Northern Baltic.

It should be pointed out that a careful study of several populations of the European *Clunio marinus* are needed before the taxonomic statuts of the Northern Baltic *Clunio* can be definitely settled.

Summary

The marine midge, *Clunio marinus* Hal. was found to occur abundantly in the northernmost part of the Baltic Sea, an area where the salinity is about 6‰.

C. marinus has thus proved to be a euryhaline species with a salinity range of 6 (perhaps even less) to 40‰. The Northern Baltic *Clunio* lives without any connection with the shores; swarming of the adults was observed as much as 5 km from the nearest rocks.

In the Northern Baltic, *C. marinus* seems to have only one generation per year. The collecting of exuviae and adults from the sea surface at different times of day indicates that pupal emergence occurs between midnight and morning, in distinct contrast to the marine populations adapted to the tidal zone. The females are distinctly smaller than those from the tidal zone, and the number of eggs produced by each female is probably also lower than in true marine conditions. It is suggested that the Baltic *Clunio* might be a race adapted to conditions where the tide is ecologically negligible, showing differences in ecological adaptation, and, probably even in certain morphological characteristics to be studied later.

References

Brundin, L., 1949: Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, Report **30**, 1—914.

Carpenter, J. R., 1894: Clunio marinus Haliday; a marine Chironomid. Entomol. Monthly Mag. **30**, 129—130.

Caspers, H., 1951: Rhythmische Erscheinungen in der Fortpflanzung von Clunio marinus (Dipt. Chiron.) und das Problem der lunaren Periodizität bei Organismen. Arch. Hydrobiol., Suppl. 18, 415—594.

Coe, R. L., 1950: Diptera 2. Nematocera: families Tipulidae to Chironomidae, in: Handbooks for the identification of British insects **9**, 2, 1—216. London.

Goetghebuer, M., 1932: Diptères Chironomidae IV (Orthocladiinae, Corynoneurinae, Clunioninae, Diamesinae). Faune de France **23**, 1—204. Paris.

— 1950: Tendipedidae — Clunioninae, in: E. Lindner, Die Fliegen der palaearktischen Region **13**h, 1—7. Stuttgart.

Häyrén, E., 1931: Aus den Schären Südfinnlands. Verh. Internat. Ver. Limnol. **5**, 488—507.

Humphries, C. F., 1938: The Chironomid fauna of the Großer Plöner See, the relative density of its members and their emergence period. Arch. Hydrobiol. **33**, 535—584.

Lenz, Fr., 1955: Der Wert der Exuviensammlung für die Beurteilung der Tendipedidenbesiedlung eines Sees. Arch. Hydrobiol., Suppl. 22, 415—421.

Mundie, J. H., 1956: Emergence traps for aquatic insects. Mitt. Internat. Ver. Limnol. **7**, 1—13.

Palmén, E., 1955: Diel periodicity of pupal emergence in natural populations of some Chironomids. Ann. Zool. Soc. "Vanamo" **17**, 3, 1—30.

Remane, A., 1958: Ökologie des Brackwassers, in: A. Remane & C. Schlieper, Die Biologie des Brackwassers. Die Binnengewässer **21**, 1—216.

Remmert, H., 1955: Ökologische Untersuchungen über die Dipteren der Nord- und Ostsee. Arch. Hydrobiol. **51**, 1—53.

— 1958: Dipteren der niedersächsischen Küste. Beitr. Naturkunde Niedersachsens **11**, 1—8.

Segerstråle, S. G., 1956: The Tvärminne excursion, a confrontation with the brackish Baltic, in: Limnologorum Conventus XII, 46—72. Helsinki.

— 1957: Baltic Sea, in: Treatise on marine ecology and palaeontology, Vol. 1; Geol. Soc. America, Memoir **67**, 751—800.

Stone, A., & Wirth, W. W., 1947: On the marine midges of the genus Clunio Haliday (Diptera, Tendipedidae). Proc. Entomol. Soc. Wash. **49**, 201—224.

Thienemann, A., 1910: Das Sammeln von Puppenhäuten der Chironomiden. Eine Bitte um Mitarbeit. Arch. Hydrobiol. **6**, 213—214.

— 1915: Zur Kenntnis der Salzwasser-Chironomiden. Arch. Hydrobiol., Suppl. 2, 443—471.

— 1936: Alpine Chironomiden (Ergebnisse von Untersuchungen in der Gegend von Garmisch-Partenkirchen). Arch. Hydrobiol. **30**, 167—262.

Thienemann, A., 1941: Lappländische Chironomiden und ihre Wohngewässer. Arch. Hydrobiol., Suppl. 17, 1—253.
— 1944: Bestimmungstabellen für die bis jetzt bekannten Larven und Puppen der Orthocladiinae. Arch. Hydrobiol. **39**, 551—664.
— 1954: Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. Die Binnengewässer **20**, 1—834. Stuttgart.
Tokunaga, M., 1935: Chironomidae from Japan (Diptera). V. Supplementary reports on the Clunioninae. Mushi **8**, 1—20.
Välikangas, I., 1933: Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. Verh. Internat. Ver. Limnol. **6**, 62—112.
Wirth, W. W., 1949: A revision of the Clunionine midges with descriptions of a new genus and four new species. Univ. Calif. Publ. Entomol. **8**, 151—182.

Prof. Dr. Ernst Palmén
Mag. phil. Bernhard Lindeberg
Zoological Institute
University of Helsinki
P.-Rautatiekatu 13
Helsinki, Finland

Fritz Schroll
Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz
(Vorstand: Prof. Dr. E. Reisinger)

ZUR ERNÄHRUNGSBIOLOGIE DER STEIRISCHEN AMMOCÖTEN *LAMPETRA PLANERI* (Bloch) UND *EUDONTOMYZON DANFORDI* (Regan)[1]

INHALTSVERZEICHNIS

A. Einleitung 396
1. Problemstellung 396
2. Material und Methodik 396
B. Ergebnisse der Freilandbeobachtungen 398
1. Zur Biologie der steirischen Ammocöten 398
2. Die abiotischen Faktoren in ihrer Wirkung auf das Leben der Ammocöten . . . 401
a) Strömung 401
b) Strahlungs- und Lichtverhältnisse 401
c) Chemismus der Biotope 402
3. Die biologischen Faktoren 403
C. Ernährungsbiologie 406
1. Allgemeines über die Nahrungsaufnahme der Ammocöten 406
2. Agglutiniert der Schleim selektiv? 407
3. Fütterungsversuche zur Frage der selektiven Agglutination bei der Nahrungsaufnahme der Ammocöten 418
a) Lebendhaltung im Labor, Haltung der Kulturen, Fütterungsmethodik 418
b) Fütterungsversuche mit Diatomeen 418
c) Fütterungsversuche mit anderen Substanzen 421
d) Fütterungsversuche mit Paramäcien 424
e) Fütterungsversuche mit feinstem Fischfutter, mit fein zerhackten Tubificiden, mit kleinsten Nematoden, mit Rotatorien 425
f) Zusammenfassung der Fütterungsversuche 425
D. Nebenergebnisse 425
a) Kontraktionsfrequenz der Kiemendarmkonstriktoren 425
b) Das Wohnröhrensystem der Ammocöten 426
c) Das Größenwachstum 426
d) Der Tagesrhythmus 426
E. Zusammenfassung 426
Literatur 428

[1]) Inaugural-Dissertation der Philosophischen Fakultät der Universität Graz; eingereicht am 16. 1. 1958.

A. EINLEITUNG

1. *Problemstellung*

Das Wissen über die Biologie der Neunaugen verdanken wir in erster Linie den Untersuchungen Weissenbergs (1923, 1927). Unter den zahlreichen weiteren Arbeiten sei hier besonders auf Lönberg (1883) und Bennecke (1881) verwiesen. Kiekebusch (1927) hat als erster die bereits von Dohrn (1886) auf Grund der Anatomie des Kiemendarms der Neunaugenlarven vermutete Möglichkeit der Nahrungsaufnahme analog der von *Branchiostoma* experimentell bewiesen, ein Ergebnis, das in der Folge u. a. durch Berg (1947, 1951), Bahr (1952) und Sterba (1953) in vollem Umfang bestätigt wurde.

Die Ammocöten sind starke, muskelkräftige Tiere, sie haben ein relativ schnelles Größenwachstum, verbunden mit einer entsprechenden Gewichtszunahme. Würden die Larven ihre Nahrung aus den planktonarmen Wasserläufen filtrieren, so wäre diese nicht ausreichend; hinzu kommt, daß sie ausgesprochene Schlammbewohner sind, was eine andere Nahrungsgrundlage annehmen läßt.

Da auch Berg (1951) und Sterba (1953) keine endgültige Klärung der tatsächlichen Ernährungsweise der Neunaugenlarven bringen, wurde diese Frage an *Lampetra planeri* (Bloch) und *Eudontomyzon danfordi* (Regan) aus den steirischen Flüssen auf Grund von Darminhaltsuntersuchungen sowie Fütterungsexperimenten bearbeitet.

Neben den Ammocöten aus den steirischen Gewässern standen mir Larven von *Lampetra planeri* (Bloch) aus dem Rheinland und aus Italien zur Verfügung.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Reisinger, für die Stellung des Themas und für seine wertvolle Hilfe während der Arbeit herzlichst zu danken. Ebenso danke ich Herrn Dozent Dr. Rössler, Institut für Systematische Botanik der Universität Graz, für arbeitstechnische Hinweise bei der Auszählung und der Bestimmung der Diatomeen, Herrn Dozent Dr. Holasek vom Medizinisch-Chemischen Institut der Universität Graz für die Mithilfe bei den Wasseranalysen und dem Hydrographischen Amt der Landesregierung für die Überlassung von Daten über Wassertemperaturen[1]).

2. *Material und Methodik*

Die Untersuchungen begannen im September 1953 und wurden in periodischen Zeitabständen bis 1957 durchgeführt. Das Material stammt aus folgenden steirischen Flüssen und Bächen:

1. Mur, Gegend von Puntigam gegenüber dem Einfluß des Mühlbaches, bei Leoben-Göß
2. Übelbach, Waldstein
3. Raabnitz
4. Raab
5. Weizbach
6. Sulm
7. Stainzerbach
8. Lemsitz
9. Zirknitz
10. Ligist
11. Teigitsch
12. Kainach
13. Schwarze Sulm
14. Laßnitz

[1]) Sämtliche Tabellen, die nicht mit angeführt werden konnten, können in der im Zoologischen Institut der Universität Graz, an der Universitätsbibliothek Graz und an der Österreichischen Nationalbibliothek Wien aufliegenden Dissertation eingesehen werden:

a) Jahreszeitliches Häufigkeitsvorkommen der Diatomeen in der Mur, Teigitsch-Kainach, Raab und Sulm

b) Auszählung der Diatomeen aus dem Darm der Ammocöten im 1., 2., 3. und 4. Lebensjahr aus der Mur, Raab, Teigitsch-Kainach und Sulm

c) Tabellen über die Fütterungsversuchsreihen mit Detritus, Weizenmehl, gekochter und ungekochter Stärke, mit Milupanährmittel, Brennesselpulver, Hefeaufschwemmung, Paramäcien, Fischfutter, zerhackten Tubifex, Nematoden und Rotatorien.

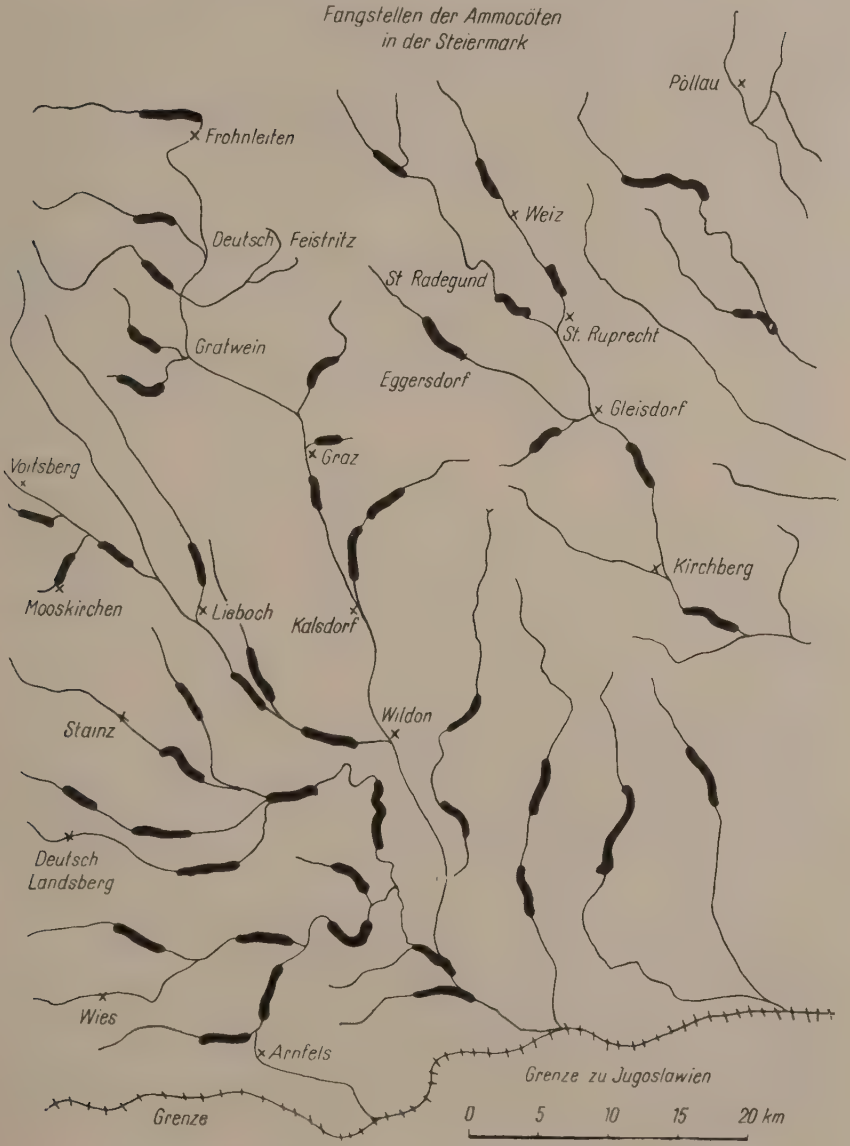


Abb. 1. Fangstellen der Ammocöten in der Steiermark. 1 : 300000.

Aus jedem der genannten Wasserläufe (über 50 Fangstrecken) wurden alle Altersstufen der nicht metamorphorisierten Cyclostomen — sowohl *Lampetra planeri* als auch *Eudontomyzon danfordi* — gefangen. Zugleich nahm ich den die Wohnröhre umgebenden Schlamm sowie Schlammproben des entsprechenden Biotops zur Untersuchung mit (entnommen mit einem Schlammstecher von 1 cm² Querschnitt, fixiert unmittelbar nach der Entnahme in Formolalkohol). Orientierende Vorversuche ergaben eine weitgehende Ähnlichkeit der Zusammensetzung des Schlammes in vielen Bächen. Ebenso war der Darminhalt der untersuchten Tiere so ähnlich, daß ich mich für die laufenden Untersuchungen auf fünf Entnahmestellen beschränken konnte. Es waren dies (Abb. 1):

1. Teigitsch und Kainach als Typus kalter und schneller Gebirgsflüsse (Voitsberg).
2. Die Sulm als Gewässer mit sehr wechselnden Temperaturverhältnissen (östl. Wies).
3. Die Raab als Beispiel eines nicht verschmutzten Flusses (Kirchberg-Gleisdorf).
4. Die Mur als Vertreter eines verschmutzten, beim Durchfließen größerer Städte immer wieder sich verunreinigenden Flusses (Graz).
5. Die Raabnitz als Übergangsform von Bach zu Fluß (Eggersdorf).

Fang und Transport

Beim Fangen der Tiere hielt ich mich an die bei den Fischern schon lange bewährte Methode der Herausgrabens. Für Darmuntersuchungen wurden die Ammocöten zuerst in Äthylurethanlösung (8%) narkotisiert und dann aufpräpariert, wobei der Kiemenkorb lateral den Kiemenspalten entlang geöffnet wurde. Tiere, die für histologische Untersuchungen des Darmes bestimmt waren, fixierte ich an Ort und Stelle in Carnoy ohne vorherige Betäubung, wobei die doppelte Menge Chloroform des Normalgemisches verwendet wurde. Im Labor wurden die fixierten Ammocöten in Alkohol überführt (70% und weiter 80%). Die Schnitte wurden mit Eisentrioxyhämatein und Orange-G gefärbt; Schnittdicke 10 bis 20 μ. Tiere für die Laborversuche wurden in Blechkanistern mit wenig Wasser und beigegebenem Quellmoos transportiert. Sie wurden im Institutskeller in Betonbecken (78—48—32 cm) oder in verschiedenen großen Glasbecken mit Durchfluß gehältert. Als Bodengrund wurde jeweils eine hohe Schicht Schlamm vom Fundort der Tiere verwendet. Sowohl in den Kellerbetonbecken als auch in den Glasbecken sorgte ein ständiger Wasserstrom für Zufuhr frischen Sauerstoffs. Lichtverhältnisse und Wassertemperaturen entsprachen in den Kellerbecken eher den natürlichen Verhältnissen als in den Glasbecken des Labors. Gefüttert wurden die Ammocöten in Abständen von 14 Tagen bis 3 Wochen mit von mir angelegten Diatomeenkulturen sowie mit Weizenmehl, das dem Sand beigemischt wurde.

B. ERGEBNISSE DER FREILANDBEOBACHTUNGEN

1. Zur Biologie der steirischen Ammocöten

Im Laufe der Untersuchungen zeigte sich, daß neben *Lampetra planeri* eine bisher noch nicht festgestellte osteuropäische Art in den steirischen Flüssen Raab und Mur mit sehr großer Häufigkeit auftritt: *Eudontomyzon danfordi*[1]).

Während Regan (1911) als erster diese in Siebenbürgen gefundene Form mit den Namen *Eudontomyzon danfordi* n. g. n. sp. belegte, bezeichnete Vladikov (1925) die gleiche aus der

[1]) Die Feststellung, daß es sich bei den hiesigen großen Larven- und adulten Formen um *Eudontomyzon danfordi* handelt, stammt von Prof. Dr. G. Zanandrea, Zoologisches Institut der Universität Lonigo (1956). — Neuerdings trennt dieser Autor unsere Form als „*Eudontomyzon vladikovi*" von *danfordi* ab. (1959 in litt.)

Theiß bezogene Art zuerst als *Lampetra bergi*, setzte sie aber dann (1931) synonym zu *Eudontomyzon danfordi*. Chappuis (1939) beschrieb eingehend diese nun auch bei uns festgestellte Art. *Eudontomyzon* erscheint auch im steirischen Raum *Lampetra planeri* äußerlich außerordentlich ähnlich, unterscheidet sich jedoch durch ihre im Mundtrichter radiär angeordneten zahlreichen Hornzähne. Die obere Mundplatte ist breit und hat 2 seitliche Zahnstreifen. Lateral der Mundöffnung findet man 3 große und 1 bis 2 kleine spitze Zähne. Während die obere Mundplatte in der Regel 8 bis 10 Zähne aufweist, besitzt die vordere Zungenplatte gewöhnlich 10 bis 12 scharfe Zähne. Die hintere Zungenplatte ist mit kleineren, untereinander aber gleich großen Zähnen bewaffnet. Die Rückenflosse ist der von *Lampetra planeri* (Bloch) ähnlich. Das größte gefangene Exemplar aus der Mur hatte eine Länge von 23,1 cm und ein Gewicht von 14,1 g.

Hauptverbreitungsgebiete der Bachneunaugen *Lampetra planeri* und *Eudontomyzon danfordi* sind im allgemeinen stark überschattete, etwas gestaute Bach- oder Flußstrecken. Die Imagines leben bis zu Beginn der Laichperiode, die in die Monate Mai bis Juni fällt, unter Steinen. Der Beginn der Laichperiode ist örtlich und klimatisch etwas verschieden. Meine Beobachtungen machen außerdem einen engen Zusammenhang zwischen dem Vorkommen der Süßwassercyclostomen und dem geologischen Untergrund sehr wahrscheinlich. Alluvialer Schlamm und diluvialer Sand scheinen als Wohnröhrensubstrat besonders geeignet und daher für das Vorkommen der Ammocöten notwendig zu sein.

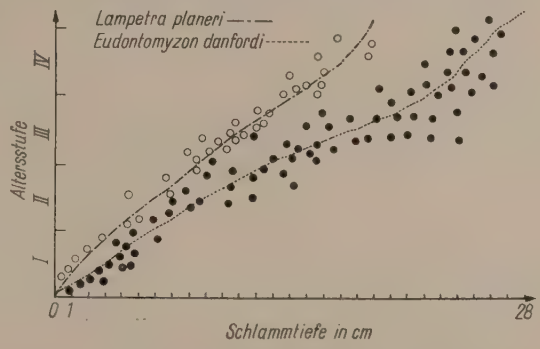


Abb. 2. Bevorzugt aufgesuchte Schlammtiefe bei *Lampetra planeri* und *Eudontomyzon danfordi*, bezogen auf Altersstadium und Größe der Tiere.

Lampetra planeri und *Eudontomyzon danfordi* können derzeit mit absoluter Sicherheit nur im erwachsenen Zustand (nach der Metamorphose) bestimmt werden. Die Artangaben bei Larven werden nach dem äußeren Aussehen und auf Grund der Artzugehörigkeit der durch die Versuchsjahre hindurch gefangenen adulten Tier ein einem bestimmten begrenzten Raum eines Biotops gegeben[1]).

Sowohl für *Lampetra planeri* als auch für *Eudontomyzon danfordi* kann unter normalen Bedingungen das Larvenstadium übereinstimmend mit 3¼—4 Jahren Dauer angenommen werden. Die Größentabelle für *Lampetra planeri* nach Lubosch (1902) erwies sich auch für unsere Verhältnisse annehmbar. Abb. 2 zeigt die bevorzugt aufgesuchte Schlammtiefe bei *Lampetra planeri* und *Eudontomyzon danfordi*, bezogen auf Altersstadium und Größe der Tiere.

Die Larven leben im ersten Entwicklungsjahr zunächst in der Oberflächenregion einer Sandschicht. Mit zunehmendem Alter suchen sie neben einer größeren Tiefe eine mehr feinsandige Schlammschicht auf, die teilweise auch stark mit Detritus angereichert sein kann. Im Aquarium war die Lage der Ammocöten im Schlamm sehr verschieden: meist wurde eine gekrümmte Stellung bevorzugt, jedoch nicht

[1]) Es sei allerdings betont, daß dieser Artunterscheidung eine gewisse Unsicherheit und Subjektivität innewohnte. Zur Zeit wird an einem neuen Bestimmungsschlüssel für die hiesigen Ammocöten auf Grund der Anordnung der Chromatophoren gearbeitet.

immer waren Schwanz und Kopf der Oberfläche zugekehrt. Im Freiland konnte eine Verbindung zur Schlammoberfläche in Form einer Atemröhre nur bei schwacher Strömung und bei Gewässern ohne Wassertrübung erkannt werden; eine Schlammaufwirbelung in den Röhren, die durch die Kiemenkorbkontraktionen hätte entstehen können, unterblieb durch die Schleimsekretabsonderung und die damit verbundene Imprägnierung der Wohnröhren kurz nach dem Einwühlen (Bestätigung der Beobachtung von Sterba 1953). Bemerkenswert ist das Verhältnis der Kiemenkorbkontraktionen zur Rhythmik des Velumschlages: während kurz nach dem Einwühlen die Kontraktionsfrequenz des Kiemendarmes bei einem Wert von 51/min liegt, sinkt diese nach kurzer Zeit stark ab; der Pulsation des Kiemenkorbes geht der Velumschlag in einer höheren Frequenz parallel: Abb. 3.

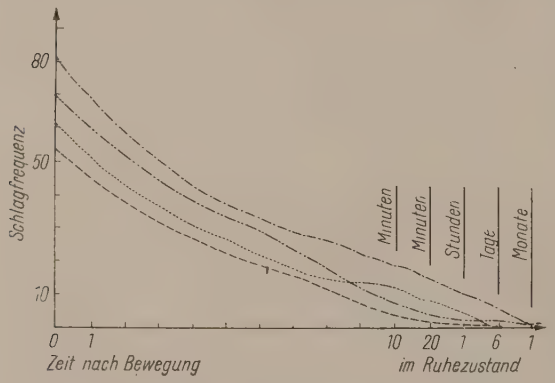


Abb. 3. Verhältnis der Kiemenkorbkontraktionen. Kiemenkorbkontraktionen bei *Lampetra planeri*; —..— Velumschlag bei *Lampetraplaneri*; .... Kiemenkorbkontraktionen bei *Eudontomyzon danfordi*; —.— Velumschlag bei *Eudontomyzon danfordi*.

Durch die im Kiemenkorb lokalisierten Flimmerbänder wird ein Wasserstrom erzeugt, aus dem der Sauerstoff für die Atmung gewonnen wird; gleichzeitig dient er der Nahrungsaufnahme. In diesem Zusammenhang ist ein Vergleich des vorhandenen Sauerstoffes in verschiedenen Schlammtiefen des Wohnraumes von Wert: Während dieser im freien Wasser der Bäche 8 bis 10 cm^3/l beträgt, sinkt er im Schlamm in 5 cm Tiefe auf 2,4 bis 2,8 cm^3/l und in 18 bis 20 cm auf 0,70 bis 0,90 cm^3/l. Da die Neunaugen sich einerseits streng an bestimmte Schlammtiefen halten, andererseits aber auch bei niedrigen O_2-Werten keine gesteigerte Atemtätigkeit zeigen, dürfte der die Aufenthaltstiefe regulierende Faktor weniger eine Empfindlichkeit gegen sinkenden Sauerstoffgehalt als gegen steigende Wassertemperatur sein. Die in den Laboraquarien gehaltenen Ammocöten (nicht Kellerlabor mit den Betonbecken) bestätigen dies besonders in den Wintermonaten: Sie sind ohne Schwierigkeiten und ohne die geringsten Schädigungen in einem Versuchsbecken bei 4 cm^3/l Sauerstoffgehalt und einer Temperatur bis zu 14 bis 15° C zu halten, während bei gleichem Sauerstoffgehalt, aber einer Temperatur von 18 bis 19° C sofort Schädigungen auftreten. Auch im natürlichen Biotop ist hierfür bei extremen Bedingungen (Hochsommer, Trockenperiode) eine Bestätigung zu finden: es wird in der Literatur darauf hingewiesen, daß Neunaugen in der Laichperiode um so schneller absterben, je höher die Temperaturen steigen.

2. Die abiotischen Faktoren der untersuchten Biotope in ihrer Wirkung auf das Leben der Ammocöten

a) Strömung

Die Strömungsgeschwindigkeit knapp über dem Schlamm zeigt erstaunlich übereinstimmende Werte[1]).

Die Messungen ergaben eine mittlere Strömungsgeschwindigkeit von 0,63 m/sec an der Oberfläche und 0,49 m/sec in einer mittleren Tiefe von ungefähr 30 cm.

Es ist denkbar, daß die Ammocöten an die Korngröße der bewohnten Sandbänke bestimmte Anforderungen stellen. Entsprechendes Material kann aber von fließenden Gewässern, gleiches spezifisches Gewicht vorausgesetzt, nur an Punkten gleicher Strömungsgeschwindigkeit abgelagert werden. Aus dieser Überlegung heraus wäre es verständlich, weshalb man in allen Biotopen gleiche Strömungsgeschwindigkeiten (0,50 m/sec an der Oberfläche und etwa 0,40 m/sec in 25 cm Tiefe) mißt. Ob die Korngröße aber tatsächlich ein das Vorkommen von Ammocöten limitierender Faktor ist, müßte in gesonderten Versuchen geprüft werden.

b) Strahlungs- und Lichtverhältnisse, Temperatur

Da in Bächen durch die Uferumrandung gerade die stark reflektierten horizontalen Strahlen abgehalten werden, ist die Summe der Reflexion an der Oberfläche ge-

Tabelle 1. Temperaturmessungen

Dat.	Monate I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Raabnitz: 1955, 8 Uhr, gemessene Temperatur (° C) in einer Tiefe von 20 cm.												
1.	2,8	2,8	1,2	4,2	11,6	10,4	15,7	15,8	17,0	11,0	7,8	8,2
9.	3,0	3,2	1,2	9,0	9,6	15,0	12,4	14,0	17,0	11,0	8,0	2,6
18.	2,0	1,5	3,6	6,2	10,2	14,6	17,4	15,2	11,6	10,0	5,0	3,0
28.	2,4	1,2	8,2	9,8	12,9	15,1	16,2	16,6	13,8	8,0	1,2	2,4
Sulm, 1955, 8 Uhr, gemessene Temperatur (° C) in einer Tiefe von 20 cm.												
5.	1,4	3,8	1,0	3,5	7,4	8,5	14,6	15,5	15,6	7,9	4,2	1,6
13.	2,8	3,2	1,1	5,1	10,9	14,3	13,9	13,5	13,8	8,2	4,2	0,8
24.	1,5	1,7	6,7	6,2	7,8	12,5	17,2	14,5	12,7	8,4	4,2	1,8
29.	1,5		5,5	7,9	10,5	14,2	13,9	14,6	10,6	4,2	0,8	3,0
Raab, 1955, 8 Uhr, gemessene Temperatur (° C) in einer Tiefe von 20 cm.												
3.	0,4	2,4	0,5	3,2	4,0	4,0	7,2	8,3	8,6	5,8	2,3	2,2
11.	1,1	1,0	2,2	3,8	4,8	4,5	7,0	6,5	9,2	6,3	3,2	2,5
20.	0,5	1,3	1,4	2,5	2,5	7,1	9,5	8,3	7,2	4,4	2,8	1,5
29.	0,2		2,7	4,6	4,8	6,7	8,5	8,6	5,5	2,5	0,1	3,2
Mur, 1955, 8 Uhr, gemessene Temperatur (° C) in einer Tiefe von 20 cm.												
1.	2,1	1,6	1,4	2,1	4,2	4,6	8,5	8,2	8,9	5,2	3,4	1,7
12.	3,6	0,4	1,6	2,4	5,2	6,7	7,3	7,4	8,6	9,1	5,6	1,9
22.	1,7	1,2	2,6	3,9	4,6	9,5	9,2	8,4	6,9	6,2	2,4	3,4
30.	0,8		2,6	3,7	5,8	7,4	8,7	8,6	5,6	1,9	1,9	3,9

[1]) Zur Messung der Strömungsgeschwindigkeit in verschiedenen Tiefen diente eine hohle Glaskugel mit einem unmittelbar unter dieser befestigten Bleigewicht zur Einstellung der Tiefe. Für eine bestimmte Länge des Gewässers wurde nach der gestoppten Zeit die Strömungsgeschwindigkeit errechnet.

ringer als bei einem freiliegenden Gewässer. Außerdem kann, besonders bei seichten Gewässern (z. B. Raabnitz, Maria Trosterbach, Laßnitz), die Reflexion des Lichtes am Untergrund von Bedeutung sein. Die Lichtstrahlung geht hier fast ungeschwächt durch. Im Wasser, das reich an Humus, Detritus und anderen absorbierenden Stoffen ist, werden vorwiegend die kurzen Wellenlängen (UV, blau) abgefangen.

Es hat sich immer wieder gezeigt, daß Ammocöten aller Stadien Biotope mit diffusem Strahlungseinfall bevorzugen. Die eingangs besprochenen Laborversuche mit Ammocöten haben gezeigt, daß eine bestimmte Grenze der Sauerstoffkonzentration nach unten und der Wärme nach oben von ihnen unbedingt eingehalten wird. Aus Tabelle 1 ist zu ersehen, daß im Sommer in den untersuchten Biotopen eine Höchsttemperatur von 17,4° C in 20 cm Tiefe auftritt. Dies ist wichtig für den Lebensraum der Ammocöten, denn höhere Temperaturen würden, wie es auch die Laborversuche zeigen, sofort Schädigungen hervorrufen.

c) Chemismus der Biotope

Die Wasserproben wurden immer an den Fangstellen entnommen. Als für die Untersuchungen wichtige chemische Daten seien angegeben:

Mur bei Feldkirchen-Puntigam, Leoben-Göß

Ort	Datum	Temperat. °C	O_2 mg/l	CO_2 mg/l	Alk.	$KMnO_4$
Feldk.-Punt. . .	15. 7.	10,2	8,20	1,29	4,56	13,12
Leoben-Göß . .	12. 11.	6,4	8,19	1,30	4,35	13,15

Keine gute Durchsichtstiefe, sehr viele gelöste und ungelöste Ballaststoffe im Wasser; im Schlamm relativ hoher Sauerstoffgehalt; β-mesosaprobe Stufe, Leitform: *Sphaerotilus*.

Raabnitz

Ort	Datum	Temperat. °C	O_2 mg/l	CO_2 mg/l	Alk.	$KMnO_4$
Straßenbrücke	16. 10.	6,7	8,69	1,30	4,50	12,30

Im Raabnitzbach herrschen meist das ganze Jahr hindurch einheitliche chemische Verhältnisse. Der Sauerstoffgehalt ist ziemlich gleich, er differiert fast gar nicht und zeigt nur einen geringen Anstieg bei Steinüberrieselungen. Die Sichttiefe ist sehr gut; es werden wenig Teilchen mit dem Wasser mitgeführt. Das Wasser ist ziemlich rein; bei Verschmutzung setzt rasche Selbstreinigung ein. Oligo- bis β-mesosaprobe Stufe.

Teigitsch

Ort	Datum	Temperat. °C	O_2 mg/l	CO_2 mg/l	Alk.	$KMnO_4$
Gaisfeld . . .	14. 9.	9,7	9,10	1,35	4,42	12,00

Ein ausgesprochener Gebirgsfluß mit sehr guten Sauerstoffbedingungen. Gute Sichttiefen. An den langsam fließenden Stellen, also den Biotopen der Neunaugen, auch wenig Mitnahme von Teilchen. Oligosaprobienstufe.

Stainzbach

Ort	Datum	Temperat. °C	O_2 mg/l	CO_2 mg/l	Alk.	$KMnO_4$
2 km v. Stainz	24. 4.	5,6	9,20	1,36	4,70	11,98

Der Bach entspricht in seinem Gesamtcharakter der Raabnitz. Teilweise leichtere Verschmutzungen. Oligo- bis β-mesosaprobe Stufe.

Raab

Ort	Datum	Temperat. °C	O_2 mg/l	CO_2 mg/l	Alk.	$KMnO_4$
Vorsack . . .	8. 9.	8,8	8,95	1,41	4,75	12,30

Die Wasserverhältnisse sind streckenweise bei weitem besser als bei der Mur. Der Sauerstoffgehalt liegt innerhalb der für die meisten Biotope der Ammocöten charakteristischen Grenzen. Das Wasser zeigt eine gewisse Beständigkeit bezüglich Sauerstoffgehalt auf einer längeren Strecke. Die Saprobienstufe erreicht zwar auch den Grad der β-Mesosaprobie, aber nie in der Intensität wie bei der Mur, wo bereits die α-Mesosaprobienstufe vorherrschend ist.

Weizbach

Ort	Datum	Temperat. °C	O_2 mg/l	CO_2 mg/l	Alk.	$KMnO_4$
3 km v. Weiz	17. 8.	9,5	9,23	1,38	4,85	12,10

Gute Sauerstoffverhältnisse, ziemlich gleichmäßige Anreicherung (zahlreiche Überrieselungsstellen). Sichttiefe teilweise ausgezeichnet; das Wasser führt mittelmäßig Teilchen mit, gute Lebensverhältnisse für das Leben der Ammocöten im Anfangsstadium. Oligosaprobienstufe.

Kainach

Ort	Datum	Temperat. °C	O_2 mg/l	CO_2 mg/l	Alk.	$KMnO_4$
2 km v. Wildon	14. 9.	8,6	9,20	1,25	4,58	11,60

Ungefähr gleiche Verhältnisse wie bei der Teigitsch; schnelles Wasser, ziemliche Teilchenmitnahme. Oligosaprobienstufe.

Ligisterbach

Ort	Datum	Temperat. °C	O_2 mg/l	CO_2 mg/l	Alk.	$KMnO_4$
2 km v. Ligist	12. 8.	9,5	8,70	1,30	4,60	11,90

Chemische Verhältnisse wie Raabnitz Sauerstoffgehalt im gesamten Bach ziemlich gleich, gute Sichttiefe, Bach an mehreren Stellen ziemlich seicht, wenig Teilchenmitnahme. Oligosaprobienstufe, an der Meßstelle β-mesosaprob.

Durch die ständige Wasserbewegung in der Flußmitte entstehen dort niemals chemische und hydrostatische Schichtungen. Andere Verhältnisse finden wir dagegen am Ufer, wo eine litorale Sedimentation erfolgen kann. Hier allein wird man immer auf einen konstanten charakteristischen Ammocötenbestand stoßen. Wesentliche und oft in ihrer Bedeutung sehr wechselnde Faktoren eines in ständiger Veränderung begriffenen Fluß- und Bachsystems sind Tiefe, Breite, jahreszeitlicher Wasserstand und Wassergeschwindigkeit.

3. Die biologischen Faktoren

Nach meinen Untersuchungen nähren sich die Ammocöten von Diatomeen, die an allen Fundstellen als sehr charakteristische „Polster" vorhanden sind. Über die Zusammensetzung der Diatomeenflora mit ihren jahreszeitlichen Schwankungen im Art- und Individuenbestand u. ä. geben die Tabelle 2 und Abb. 4 Aufschluß[1]). Für die Saprobienstufen ergibt sich folgende Charakteristik:

[1]) Als Beispiel des jahreszeitlichen Häufigkeitsvorkommens der Diatomeen in den untersuchten Flüssen wird Tabelle 2 der Raabnitz angeführt, da diese annähernde Durchschnittswerte

Tabelle 2. Jahreszeitliches Häufigkeitsvorkommen der Diatomeen in der Raabnitz

Diatomeenart	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	In Ammocöten der Stadien
Achnanthes heterovalvata	—	—	—	2	1	2	1	—	—	—	—	—	
Achnanthes lanceolata	—	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	
Achnanthes minutissima	2	3	5	4	3	2	1	2	3	2	2	2	1, 2
Amphora perpusilla	4	3	8	12	10	19	14	8	6	3	2	2	1, 2
Amphora ovalis	2	3	3	8	12	13	6	3	1	2	1	1	2, 3, 4
Caloneis amphisbaena	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	
Campylodiscus noricus	—	2	1	3	—	2	—	1	—	3	—	2	
Cocconeis pediculus	2	1	2	3	—	2	—	1	4	—	3	—	
Cocconeis placentula	—	—	—	—	1	—	2	—	—	—	—	—	
Cymbella lanceolata	1	2	3	2	1	1	1	1	2	1	1	2	4
Cymbella affinis	1	2	3	3	5	4	5	2	1	1	1	1	2
Cymbella tumidula	1	2	1	2	1	2	1	2	2	1	1	1	4
Cymbella austriaca	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	
Cymbella aspera	1	2	3	2	4	3	2	1	2	1	2	1	3, 4
Cymbella cistula	1	2	2	3	4	4	4	2	1	2	1	1	3, 4
Cymbella cymbiformis	2	1	1	1	3	5	5	4	3	1	2	1	2
Cymbella ventricosa	1	1	2	2	2	3	2	1	2	1	1	1	1
Cymatopleura solea	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	
Cyclotella perculata	—	—	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	
Cyclotella meneghiana	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	
Cylindrotheca gracilis	1	—	2	—	—	—	1	—	—	2	—	1	
Ceratoneis arcus	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	2	2	
Ceratoneis linearis	1	—	—	4	6	3	1	—	—	—	—	1	2, 3
Diatoma elongatum	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	
Diatoma producta	2	4	2	3	2	4	4	5	4	1	3	1	2
Diatoma vulgare	2	3	2	8	10	12	13	15	6	3	2	4	2, 3
Diatoma minor	2	1	2	3	2	4	3	5	2	1	1	1	1
Diploneis puella	1	2	1	2	3	2	3	2	1	1	1	1	1, 2
Epithemia turgida	1	1	3	2	1	4	2	1	2	1	1	1	2
Fragillaria capucina	—	1	2	1	—	—	—	—	—	1	—	—	
Fragillaria intermedia	2	1	3	1	4	5	6	4	3	2	1	1	1, 2, 3
Gomphonema olivaceum	—	2	1	—	1	3	2	1	—	—	—	—	
Gomphonema accuminatum	—	—	—	1	—	2	—	1	—	—	—	—	
Gomphonema parvulum	3	2	1	2	1	4	5	3	2	1	1	1	2
Gomphonema angustatum	—	—	—	—	1	—	1	—	2	1	—	—	
Gomphonema abbreviatum	2	1	2	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1
Gyrosigma scalproides	1	2	1	2	3	2	3	2	1	1	1	1	3, 4
Gyrosigma attenuatum	1	2	1	3	2	3	3	4	2	1	1	1	1, 3, 4
Meridion circulare	1	4	2	3	2	4	4	2	3	2	1	1	1
Navicula atomus	3	4	2	6	7	8	2	5	9	2	3	4	4
Navicula oblonga	3	4	2	1	3	2	2	3	1	2	3	2	4
Navicula perpusilla	1	1	2	1	2	2	4	5	1	2	1	1	1
Navicula gracilis	—	2	1	—	2	—	3	—	1	—	4	—	

anzeigt (die Zahlen geben den 10. Teil der in 1 cm² Schlammausstrich enthaltenen Individuen der betreffenden Art an, wie sie bei einer jeweils monatlich einmal entnommenen Probe ausgezählt werden konnten). In der graphischen Darstellung Abb. 4 wird der monatliche Durchschnittswert durch ein ganzes Jahr an den Flüssen Raab. Mur, Teigitsch-Kainach, Raabnitz und Sulm gezeigt.

Diatomeenart	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	In Ammocöten der Stadien
Navicula radiosa	5	4	6	7	8	9	2	3	4	5	4	2	3, 4
Neidium affine	1	1	1	2	6	6	5	3	2	1	1	1	2
Neidium iridis	3	4	2	6	5	4	3	2	6	5	4	3	1, 2, 3
Neidium parva	1	1	1	2	5	6	7	4	3	2	1	1	2
Nitzschia acicularis	1	2	2	3	5	4	2	1	2	1	3	1	2
Nitzschia dissipata	—	2	—	3	—	2	—	4	—	2	—	1	
Nitzschia linearis	1	2	1	4	5	6	7	3	2	2	1	1	3, 4
Nitzschia palea	1	—	3	2	1	4	—	—	1	—	1	1	
Nitzschia paleacea	1	2	3	4	2	1	5	2	2	2	1	1	1
Nitzschia ignorata	—	–	—	2	1	1	—	—	—	—	—	—	
Nitzschia sigmoidea	1	2	1	2	2	2	2	1	1	1	1	1	3
Nitzschia subtilis	1	2	3	1	4	2	3	2	1	1	1	1	3
Pinnularia microstauron	—	—	–	1	—	—	—	—	—	—	—	1	
Pinnularia viridis	—	1	—	1	4	4	5	2	1	—	–		
Rhopalodia ventricosa	1	2	2	1	2	1	2	4	5	2	1	1	2
Stauroneis Smithi	—	—	—	1	—	—	—	—	—	–	—		
Surirella angustata	—	—	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	
Surirella linearis	—	2	—	—	3	—	—	2	1	—	—	2	
Surirella ovata	3	2	1	2	1	4	2	1	3	2	2	1	
Surirella pinnata	—	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	
Surirella robusta	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	–	
Surirella splendida	—	—	—	—	—	—	2	—	1	—	—		
Synedra acus	2	1	2	2	2	1	4	1	2	3	2	1	3, 4
Synedra radiens	2	3	2	2	3	4	2	1	1	1	1	1	2, 3, 4
Synedra ulna	—	3	2	1	2	2	2	1	3	2	—	2	3, 4
Synedra oxyrhynchus	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	–		
Synedra vaucheria	1	2	3	2	1	—	—	—	1	—	—	–	
Thalassiosira fluviatilis	—	—	—	—	1	2	1	—	—	—	—	–	

Oligosaprobe Zone

Diese Zone ist arm an Bakterien; zeitweise (November und Dezember) sind Cyanophyceen häufig. Diatomeen sind arten- und individuenreich das ganze Jahr hindurch anzufinden; *Navicula* erreicht im Winter und im Frühjahr ein Maximum. Als Vertreter der Conjugaten entwickelt sich *Closterium* im Sommer massenhaft.

β-mesosaprobe Zone: In sie fallen mäßig verunreinigte Bach- oder Flußstrecken, vielfach mit *Sphaerotilus dichotoma* als Leitform. Als besonders charakteristisch kann für diese Wasserstrecke die starke Entwicklung der Diatomeen beobachtet werden. In dieser Zone befindet sich das Hauptverbreitungsgebiet aller Ammocötenstadien.

α-mesosaprobe Zone: Durch die Anreicherung der oxydierbaren Schmutzstoffe tritt eine starke Veränderung der Besiedlung ein. Die Entwicklung der Bakterien erreicht hier ein bedeutendes Ausmaß. Noch immer sind zwar Diatomeen vorhanden, vor allem die *Navicula*-Arten, doch ihren Charakter als floristische Leitform haben sie verloren. Bezeichnend ist auch das Auftreten von Ciliaten. Unter diesen Umweltfaktoren, sowohl chemisch-physikalischer als auch biologischer Art, können die Ammocöten nicht mehr gedeihen. Sie sind selbst da nicht mehr zu finden, wo schon eine Art Selbstreinigung eingesetzt hat.

Die Abhängigkeit des Auftretens der Ammocöten von den Besonderheiten des jeweiligen Biotops ist also deutlich. Der Bodenschlamm der Bäche und Flüsse in

β-mesosaprobem Bereich bietet ihnen nicht nur einen ausgezeichneten Schutz gegen alle Feinde, sondern sichert auch dank seiner chemischen und physikalischen Eigenschaften stabile Umweltbedingungen; ebenso gesichert ist in dieser Zone die Ernährungsgrundlage.

C. ERNÄHRUNGSBIOLOGIE

1. Allgemeines über die Nahrungsaufnahme der Ammocöten

An jungen Ammocöten, die man unmittelbar nach der Resorption des Dotters in von Planktonalgen getrübtes Wasser setzt[1]), kann man sehr gut die Nahrungsaufnahme beobachten. Die durch die schlagenden Bewegungen des Velums, durch die Flimmerbänder und durch die Atembewegungen des Kiemenkorbes in die Kiemenhöhle eingestrudelten Algen werden größtenteils an den Drüsenstreifen des Kiemenkorbes agglutiniert, zu einem den Kiemendarm der Länge nach durchziehenden Schleimband befördert und mit diesem durch die Bewegung der im Kiemendarm lokalisierten Flimmerbänder in den Ösophagus hineingeführt.

Schon Newton (1930) beobachtete, daß fremde Partikelchen, die in die Kiemenhöhle eines Ammocöten gelangen, von einem Schleimfluß zurückgehalten werden; Kiekebusch (1923) dagegen fand, daß fremde Teilchen (Kreide), die in die Kiemenhöhle gelangten, zu Ketten zusammengefaßt wurden und sich dann geschlossen nach rückwärts in den Darm hineinzogen. Sterba (1953) erklärte das Auftreten des Schleimbandes durch das Vorhandensein von Drüsenzellen zwischen den Kiemenblättchen. Die Frage des Schleimbandweges wurde sehr gründlich von Berg (1950) geklärt. Fraglich blieb allerdings, ob eine Nahrungswahl stattfindet, und welche Aufgaben dabei dem sezernierten Schleim zufallen: 1. Wird der Schleim kontinuierlich sezerniert, oder wird die Sekretion bei fehlendem Nahrungsangebot oder bei fehlender Nahrungsaufnahme (bei Störungen, in Ruhepausen) unterbrochen? Gibt es also eine Ruhe- und eine Aktionsphase? 2. Wie unterscheiden sich, wenn vorhanden, die beiden Phasen voneinander? 3. Wenn es eine aktive Phase gibt: durch welche Reize wird sie ausgelöst? 4. Ist der Schleim ein bloßes Transportmittel, oder beteiligt er sich funktionell schon an einer Nahrungswahl, und wenn ja, wie?

Um festzustellen, ob Schleimband und Schleimabsonderung dauernd oder nur während der aktiven Nahrungsaufnahme vorhanden sind, setzte ich eine Anzahl von Tieren einer strengen, zweimonatigen Hungerperiode aus. Zu diesem Zweck wurden die Versuchstiere in einem Becken gehalten, dessen Boden mit völlig von Diatomeen und Detritus freiem Schlamm bedeckt war. Selbst im Kiemendarm dieser hungernden Ammocöten konnte ich bei der Präparation immer Teile eines sehr feinen, dünnen Schleimbandes feststellen. Tiere, die durch Beunruhigung zu einer erhöhten Velumtätigkeit veranlaßt worden waren, zeigten auch während der Hungerperiode eine Schleimabsonderung. Eine Erklärung hierfür ist darin zu suchen, daß im Kiemenkorb mit dem durch das immerwährende Schlagen des Velums gewährleisteten Atemwasserstrom ständig verschiedenste Partikelchen zugeführt werden, die als unverdaulich von Schleim umgeben und wieder ausgestoßen werden müssen. Obwohl das Schleimband demnach immer vorhanden ist, hat es doch den Anschein, als wäre es in Hungerperioden zarter ausgebildet und würde sich erst bei gesteigerter Velumtätigkeit bzw. Nahrungsaufnahme mächtig entwickeln.

Leider ist es bisher noch nicht gelungen, die Nahrungsaufnahme der Ammocöten direkt zu beobachten. Alle bisherigen Beobachtungsversuche in schmalen Glasküvetten und bei verschiedenfarbigem, monochromatischem Licht schlugen fehl. Wir sind hinsichtlich des Freßaktes der Ammocöten noch immer auf — allerdings anatomisch und experimentell gut begründete — Vermutungen angewiesen.

[1]) Auf diese Tatsache machte mich Prof. Reisinger aufmerksam.

2. Agglutiniert der Schleim selektiv?

Der diatomeenhaltige Schlamm wird zweifellos durch rhythmisches Schlagen des Velums mit dem Atemwasser in den Kiemenkorb getrieben, wobei die innerhalb der hufeisenförmigen Mundöffnung stehenden Cirren den Eintritt von größeren Fremdkörpern verhindern. Das Transportwasser und der nicht verwertbare Detritus werden, wie schon erwähnt, mit einem Teil des Kiemenkorbschleimes durch die Tätigkeit der Kiemenkorbkonstriktoren durch die Kiemenspalten wieder ausgestoßen. An noch durchsichtigen Ammocöten des ersten Larvenstadiums kann man diese Vorgänge bei Fütterung im Versuchsbecken direkt beobachten. Im Kiemenkorb kommt es, nachdem das Atemwasser eingestrudelt wurde, zu einer selektiven Agglutination der Diatomeen durch den Schleim der Drüsenstreifen und damit zu einer oft recht weitgehenden Sonderung der eingestrudelten Partikelchen. Dieser Vorgang läßt sich an frisch präparierten Ammocöten auch experimentell bestätigen: Entnimmt man dem Kiemenkorb frisch getöteter Tiere die Schleimbänder und zieht diese durch diatomeenhaltigen Schlamm, so sieht man, daß der Schleim in kurzer Zeit mit daran festklebenden Diatomeen, kaum aber mit anderen Partikelchen beladen wird. Diese selektive Agglutination ist nie eine ganz vollständige. Vor allem kleben in den Hungermonaten oft auch Sandkörnchen und Detrituspartikel an den Schleimbändern. Der Grund hierfür dürfte in der Lebensweise der Ammocöten zu suchen sein.

Inwieweit die Tiere bei Wanderungen in den von ihnen im Bodenschlamm angelegten, bei *Eudontomyzon* meist durchgehend offenen Schlammröhren aktiv nahrungshaltige Böden aufsuchen, konnte trotz zahlreicher darauf gerichteter Versuche nicht eindeutig geklärt werden. Bei der reichen Innervierung des Ammocötenmundes und der teilweise jahreszeitlich bedingten, wechselnden Mächtigkeit der diatomeenhaltigen Strata der von den Tieren besiedelten Sand- und Schlammbänke wäre es aber durchaus wahrscheinlich.

Da sich der Substanz des Schleimbandes offenbar auch das nach Sterba (1953) für den Wohnröhrenbau verwendete Sekret des bei den Ammocöten sehr kompliziert gebauten Endostyls in einem bestimmten Umfang beizumischen scheint, ist die Übereinstimmung mit der Ernährungsweise der Tunicaten und Acranier überzeugend.

Zur Klärung des Selektionseffektes bei der Nahrungsaufnahme wurden Schlammaufschwemmungen auf Diatomeenvorkommen ausgezählt.

Aus einem Habitat wurden in der Regel 10 bis 15 Proben vom Schlamm des unmittelbaren Wohnröhrengebietes entnommen und dann ein Durchschnittswert errechnet. Ausgezählt wurde nach der Rastermethode, wie sie bei Blutausstrichen Verwendung findet.

Tabelle 2 und Abb. 4 (s. Anmerkung S. 404) zeigen die jahreszeitliche Häufigkeit der im Wohnröhrenschlamm einzelner Fundstellen vorgefundenen Diatomeen. Betrachtet man die monatlichen Gesamtzahlen der Diatomeen, so erkennt man für alle untersuchten Flüsse eine maximale Besiedelung der bewohnten Schlammbänke in den Monaten Mai bis Juli: die Dichte sinkt bis zum Dezember auf etwa ein Drittel, um von da an stetig, besonders steil in den Monaten März und April, bis zum Maximum anzusteigen. Im Durchschnitt sind die Flüsse Sulm, Raab und Raabnitz diatomeenreicher als Mur, Teigitsch-Kainach.

Einen weiteren Hinweis auf die selektive Agglutination erbrachte ein Vergleich der Diatomeenflora der Fundstellen mit dem Darminhalt: vgl. hierzu parallel zur Tabelle 2 (Häufigkeit des Auftretens der Diatomeen) in dem Wohnröhrengebiet die Tabelle 3 (Darminhalt).

Zur Untersuchung des Darminhaltes wurden die Ammocöten gleich am Fangort aufpräpariert: Zuerst wurde die Haut entfernt, dann die Chorda und die Muskulatur. Nachdem dies von hinten

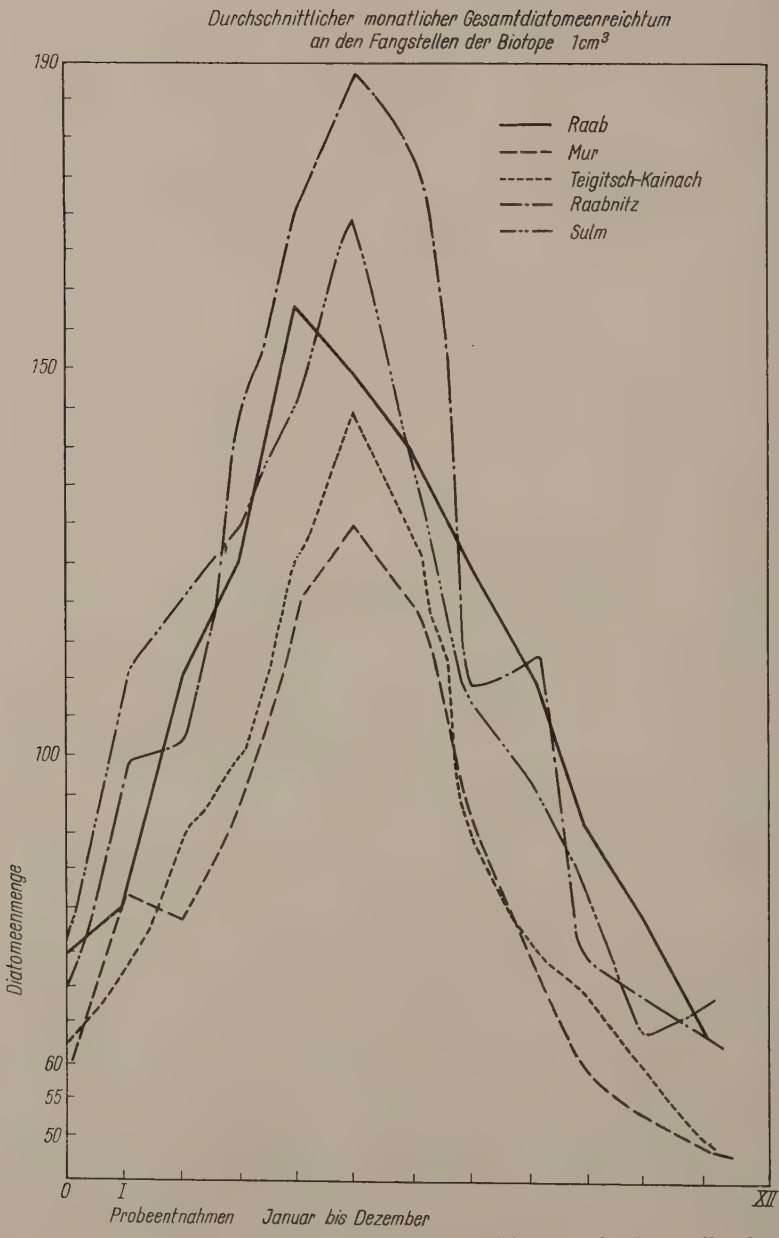


Abb. 4. Durchschnittlicher monatlicher Gesamtdiatomeenreichtum an den Fangstellen der Biotope. Proben 1 cm³ Inhalt.

nach vorn geschehen ist, kann man am freigelegten Kiemendarm leicht die schleimige, flach ausgebreitete Masse des Sekretbandes erkennen. Dieser Schleim, der dem Endostyl aufliegt wurde bei den Darminhaltsuntersuchungen auf seinen Nahrungsinhalt hin analysiert. Zur Ver

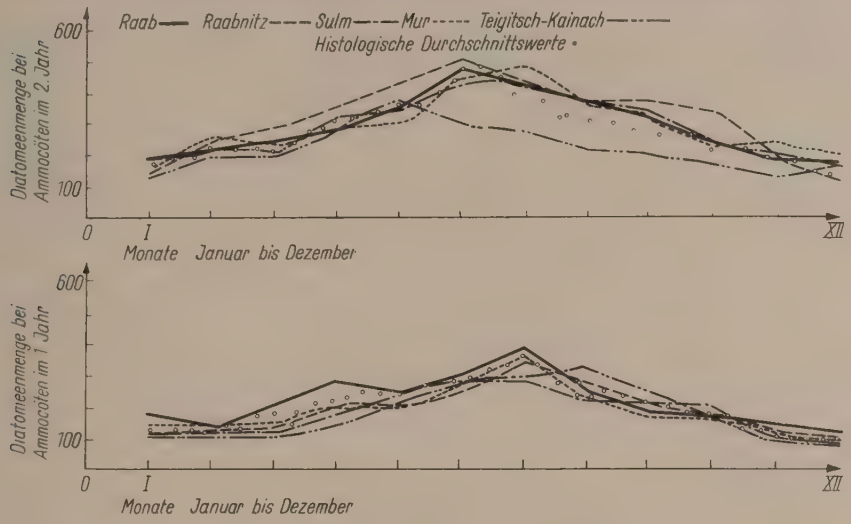


Abb. 5.

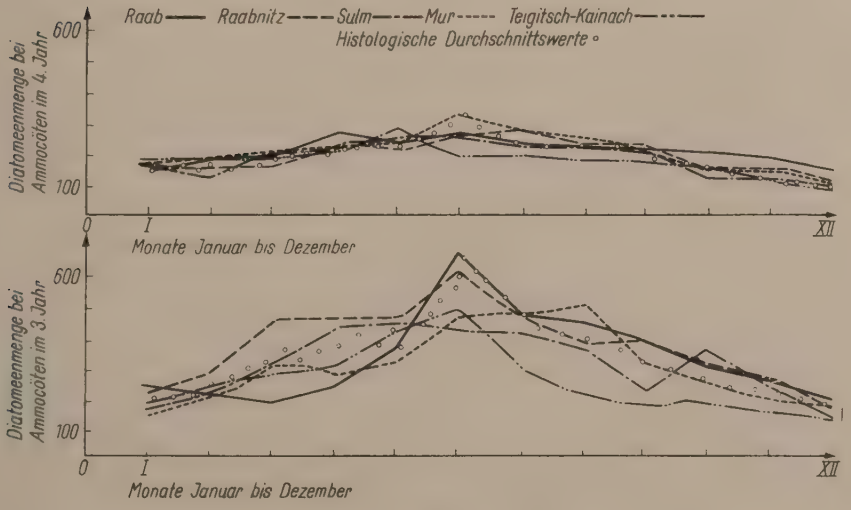


Abb. 6.

Abb. 5 und 6. Diatomeenmenge im Darm der Ammocöten. Menge bezogen auf 1 mm³. Raabnitz, ——— Raab, —.—. Sulm, ... Mur, —..— Teigitsch-Kainach. Histologische Durchschnittswerte (Schnittauszählung).

einfachung der Präparation schnitt ich später mit einer Schere Haut und Muskulatur lateral den Kiemenspalten entlang auf.

Wenn man ein 1 mm langes Darmstück eines frisch gefangenen Tieres herausschneidet, dessen Inhalt mit Wasser aufschwemmt und die darin enthaltenen Diatomeen nach Arten gesondert auszählt, erhält man für die Flüsse Mur, Teigitsch-Kainach, Sulm und Raab ähnliche Werte, wie sie in der Tabelle 3 die zusammengefaßten Werte der monatlichen Untersuchungen für die Raabnitz aufzeigen. Da nicht alle in den Schlammbänken vertretenen Diatomeenarten im Darm wiedergefunden wurden, ist die Artenliste kleiner.

Die Methode, den Diatomeenreichtum des Darminhaltes aus Aufschwemmungen des Inhaltes eines 1 mm langen Darmstückes allein zu bestimmen, schien mir unzu-

Tabelle 3. Auszählung der Diatomeen aus $^1/_{10}$ mm² Schnittfläche des Darms

Raabnitz

Diatomeenarten	Größe	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Ammocötes im 1. Lebensjahr													
Amphora perpusilla	8/4,5	3	2	1	4	3	8	9	7	6	3	2	1
Cymbella ventricosa	15/9	—	2	1	3	2	1	2	3	2	1	1	1
Diatoma minor	12/10	1	—	2	1	—	3	2	1	—	2	1	1
Diploneis puella	20/8,5	1	2	1	2	2	1	3	2	2	2	1	1
Fragilaria intermedia	15/6	2	1	2	3	2	1	2	1	3	4	1	—
Gomphonema abbreviatum	18/2	—	2	1	—	3	2	4	4	2	1	—	2
Meridion circulare	25/7	2	—	2	1	3	—	1	1	—	—	2	—
Navicula perpusilla	12/4	—	2	1	—	3	2	1	1	—	2	1	1
Nitzschia paleacea	20/4	2	1	1	2	—	3	5	6	2	1	—	—
Neidium iridis	45/3	—	2	3	4	1	2	4	—	3	2	3	2
Surirella ovata	20/6	1	1	—	1	3	1	1	2	2	1	2	1
Zahlenwert der Monatsprobe		13	15	15	21	22	25	34	28	22	19	14	10
Durchschnittswert (Jahr)							19						
Ammocötes im 2. Lebensjahr													
Amphora perpusila	8/4,5	1	—	2	3	2	2	8	4	3	4	—	2
Amphora ovalis	20/7	2	3	4	2	4	—	3	2	2	1	2	1
Cymbella affinis	30/8	—	—	2	3	4	2	—	—	—	1	—	2
Cymbella cymbiformis	50/10	2	3	2	4	2	7	8	5	2	3	1	2
Diatoma producta	39/9	—	1	2	3	4	8	2	—	—	2	3	1
Diploneis puella	45/3	2	5	6	9	12	12	10	14	9	5	4	2
Diatoma vulgare	30/8	—	2	—	1	2	2	1	1	3	2	1	3
Epithemia turgida	70/15	2	1	2	3	2	3	2	1	4	2	1	1
Fragilaria intermedia	130/40	—	2	3	2	—	3	2	2	4	8	—	—
Gomphonema parvulum	33/6	2	3	2	—	1	4	3	2	2	1	—	2
Neidium iridis	25/8	1	—	2	3	—	—	1	—	2	2	—	—
Neidium parva	37/10	—	2	—	1	—	3	—	2	—	2	—	1
Neidium affine	45/7	—	—	—	2	1	3	—	2	—	2	—	1
Nitzschia acicularis	45/4	2	—	—	—	1	—	—	—	3	—	2	
Rhopalodia ventricosa	37/9	2	—	1	—	2	—	3	2	4	—	2	—
Synedra radians	60/20	—	2	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—
Zahlenwert der Monatsprobe		16	24	28	37	43	50	43	37	38	36	16	18
Durchschnittswert (Jahr)							32						

Diatomeenarten	Größe	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Ammocötes im 3. Lebensjahr													
Amphora ovalis	70/35	3	2	5	12	12	14	12	10	8	3	2	2
Cymbella aspera	150/33	3	2	1	4	2	5	1	3	2	—	1	1
Cymbella cistula	70/18	—	2	—	1	2	3	—	1	—	4	2	1
Diatoma vulgare	55/12	3	8	9	12	10	14	12	10	9	8	7	5
Gyrosigma scalproides	160/24	2	3	8	1	4	2	—	2	3	4	2	1
Gyrosigma attenuatum	150/23	3	2	4	2	—	1	2	1	1	2	—	1
Fragilaria intermedia	150/60	2	1	3	1	1	2	—	3	2	1	3	3
Nitzschia linearis	70/14	2	1	3	1	4	2	4	—	2	1	—	—
Nitzschia subtilis	60/6	—	—	—	2	2	3	4	—	—	2	—	—
Nitzschia sigmoidea	100/14	1	—	2	—	—	3	2	1	—	4	—	1
Navicula radiosa	50/14	3	2	1	4	1	2	2	1	2	1	2	—
Neidium iridis	150/23	2	1	2	3	2	4	4	1	2	1	2	3
Synedra radians	60/6	—	2	4	1	5	3	3	5	3	1	3	1
Synedra acus	90/2,5	1	3	3	2	2	2	2	—	4	2	2	—
Synedra ulna	60/12	—	1	2	2	1	1	4	2	2	1	1	—
Zahlenwert der Monatsprobe		24	30	47	48	48	61	53	40	40	35	27	18
Durchschnittswert (Jahr)							38						
Ammocötes im 4. Lebensjahr													
Amphora ovalis	130/55	2	1	2	3	4	6	7	5	4	2	1	3
Cymbella aspera	155/33	—	2	1	—	1	2	3	2	2	1	—	1
Cymbella cistula	70/18	1	1	2	1	2	1	1	3	2	—	1	—
Cymbella lanceolata	80/24	3	2	1	3	2	1	2	—	1	2	1	1
Cymbella tumidula	50/20	1	1	2	3	2	2	1	2	3	—	2	1
Gyrosigma attenuatum	150/23	1	2	—	3	2	1	1	2	3	2	4	1
Gyrosigma scalproides	180/24	2	—	1	2	2	1	2	—	1	1	—	
Navicula oblonga	124/14	2	1	2	1	1	2	3	4	2	1	2	1
Navicula radiosa	50/13	1	—	1	2	1	2	1	1	2	3	1	1
Nitzschia linearis	70/14	—	2	1	1	1	—	1	2	1	—	2	1
Neidium iridis	25/8	2	—	2	—	1	4	3	1	—	1	2	2
Synedra radians	60/10	1	1	—	2	1	2	—	1	2	—	1	—
Synedra acus	90/24	2	2	—	1	—	2	1	—	—	2	1	—
Synedra ulna	60/12	—	1	2	1	2	1	2	1	1	—	—	1
Zahlenwert der Monatsprobe		18	17	17	24	22	27	28	24	24	15	18	13
Durchschnittswert (Jahr)							20						

reichend. Beim Führen des Schnittes entstehen unweigerlich Fehler größerer oder kleinerer Art, sei es, daß man die Länge ungenau trifft, sei es, daß man durch Quetschungen Verschiebungen im Inhalt erhält. Sicherer schien es mir daher, die Diatomeen auf Mikrotomschnitten als Vergleich zu den Darminhaltsuntersuchungen auszuzählen: Abb. 5 und 6. Als Schnittdicke wurde 15 μ gewählt. Wie die Kurven in den erwähnten Abbildungen zeigen, ergeben sich keine größeren Differenzen.

An den Schlammbänken wurden im Winter im Mittel noch 52 % der zur Zeit der maximalen Diatomeenentwicklung im Sommer vorhandenen Individuen angetroffen. Im Ammocötendarm wurden im winterlichen Maximum im ersten Jahr rund 29 %, im zweiten Jahr 36 %, im dritten Jahr 33 % und im vierten Jahr 41 % der im Sommer vorhandenen Individuenzahl angetroffen. Die Werte sind also untereinander in guter Übereinstimmung. Während die jahreszeitlichen Schwankungen der Diato-

meenzahlen im Schlamm wie auch im Darm parallel gingen, fand sich keine Übereinstimmung zwischen dem zahlenmäßigen Diatomeenangebot der verschiedenen Wohngebiete und dem Darminhalt der diese Wohngebiete besiedelnden Ammocöten. Obwohl Mur und Teigitsch diatomeenärmere Flüsse sind als Raab, Raabnitz und Sulm, hatten gleichalte Ammocöten aller Flüsse doch annähernd gleichviele Diatomeen gefressen. Die Schlammbänke in Raabnitz, Raab und Sulm waren dichter besiedelt als in Teigitsch-Kainach und Mur.

Es zeigte sich, daß unabhängig vom Gesamtdiatomeenangebot in einem bestimmten larvalen Altersstadium der Cyclostomen in der Regel jeweils eine besondere Diatomeenart bevorzugt gefressen wird. Somit ist es erklärlich, daß ein mengenmäßig sehr günstiges Diatomeenangebot mit dem Wohngebiet eines bestimmten Ammocötesstadiums zusammenfällt, da auch die Diatomeen in ihrem jahreszeitlich bedingten Massenauftreten bestimmte Gebiete des Ammocötesbiotopes bevorzugen: Im Grundschlamm regelmäßig *Ceratoneis*, *Diploneis*, *Neidium*, *Gyrosigma*, *Pinnularia*, *Amphora*, *Surirella* und *Campylodiscus*; dagegen als Aufwuchs *Cymbella*-Arten und im Vegetationsgürtel *Meridion*, *Diatoma*, *Fragillaria*, *Navicula*, *Stauroneis*, *Rhopalodia*, *Nitzschia*. Entsprechend ergaben die Darmuntersuchungen verschiedener Altersstadien der Ammocöten eine klare Abhängigkeit vom örtlich bedingten Auftreten der Diatomeen. Die Ammocöten könnten also auch als Indikatoren für die Güte ihrer Wohngewässer verwendet werden.

Sowohl auf Schnittpräparaten wie an Darminhaltsaufschwemmungen kann man feststellen, daß der Darm nicht ausschließlich mit Diatomeen gefüllt ist. Es finden sich auch Detritus und Sandpartikelchen vor.

Zur Bestimmung des Detritusverhältnisses wurde die in der Medizin für die Zählung der Leucocyten verwendete Zählkammer nach Thoma-Türk benutzt.

Tabelle 4. Prozentuale Aufteilung des Darminhaltes der Ammocöten vom ersten bis vierten Altersstadium in Sand, Detritus und Diatomeen

Proben	Sand				Detritus				Diatomeen			
	Altersstadien der Ammocöten											
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
Januar	15	25	25	30	65	45	40	45	20	30	35	25
Februar	15	25	20	25	50	45	35	40	35	40	45	35
März	10	15	10	25	45	30	30	30	45	55	60	45
April	10	8	5	15	25	22	20	30	65	70	75	55
Mai	8	2	1	10	7	8	5	25	85	90	94	65
Juni	8	2	1	10	22	18	15	30	70	80	84	60
Juli	15	15	10	15	35	20	20	35	50	65	70	50
August	15	15	10	20	45	30	30	35	40	55	60	45
September	20	20	25	20	50	35	35	50	30	45	50	30
Oktober	25	25	25	25	55	40	35	55	10	20	25	20
November	25	25	25	25	60	45	40	55	15	30	35	20
Dezember	25	30	30	25	65	50	45	55	10	20	20	20

Wie die Tabelle 4 zeigt, ist das prozentuale Verhältnis dieser Darminhaltsstoffe im Laufe des Jahres wechselnd; in den Wintermonaten findet man mehr Detritus und Sand als in den Sommermonaten. Die Ammocöten des vierten larvalen Altersstadiums füllen ihren Darm zur Sommerzeit mit relativ weniger Diatomeen als die

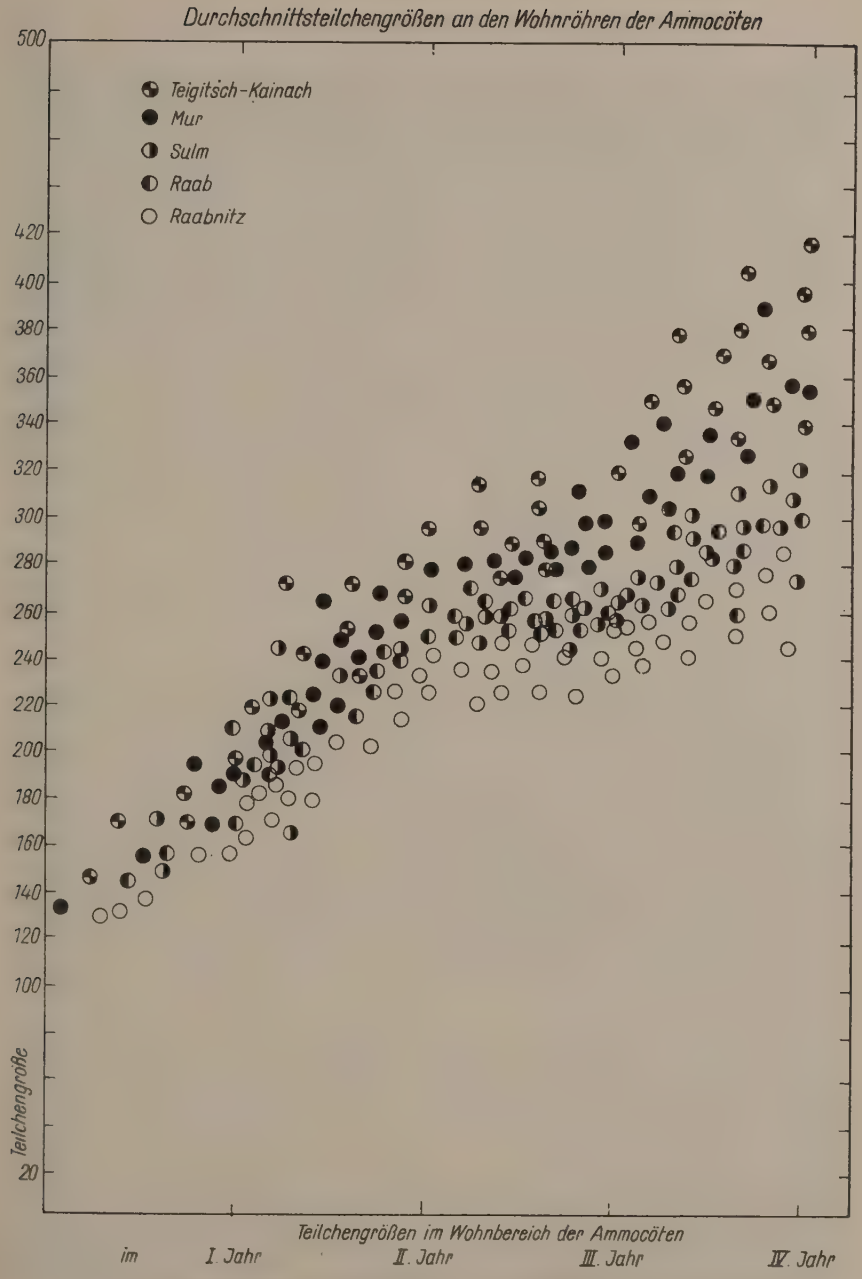


Abb. 7. Durchschnittliche Teilchengrößen an den Wohnröhren der Ammocöten.

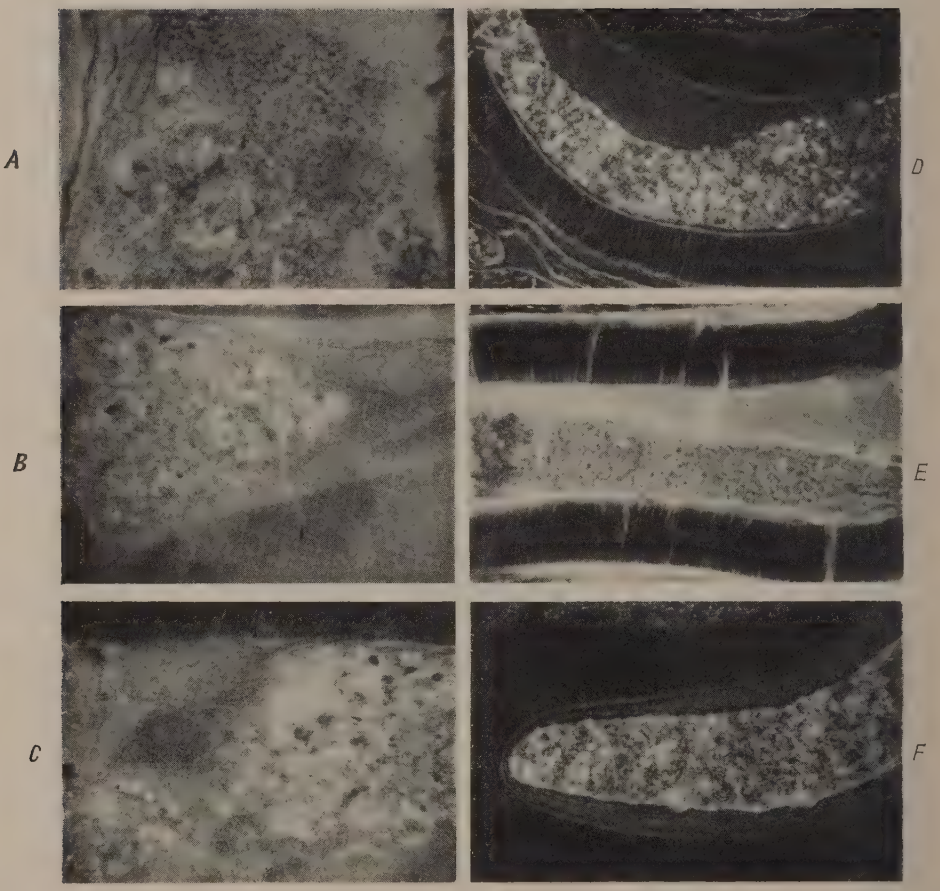
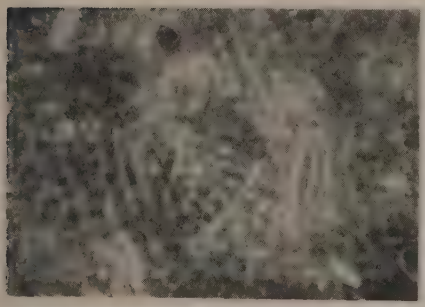
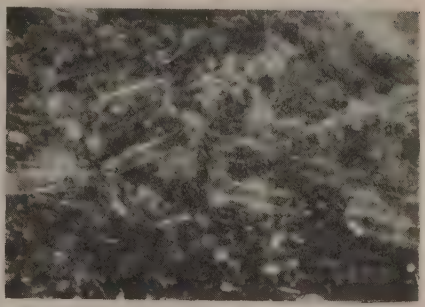
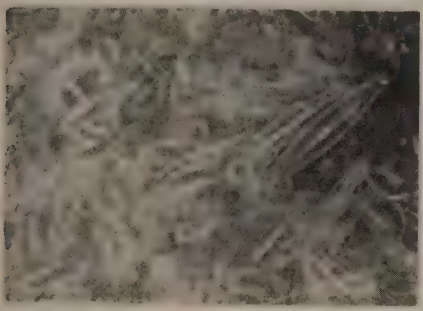


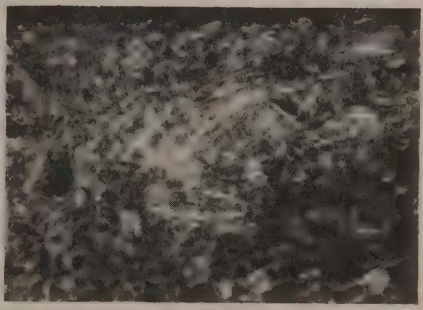
Abb. 8. Im Schleimband eingeschlossene Nahrung.
A Schleimfluß im Kiemenkorb hinter dem cranialen Schleimkonus; B dasselbe in der Mitte des Kiemenkorbes; C vor dem Eintritt in den Darm hinter dem caudalen Schleimkonus; D, E, F Nahrungstransport im Darm der Ammocöten.

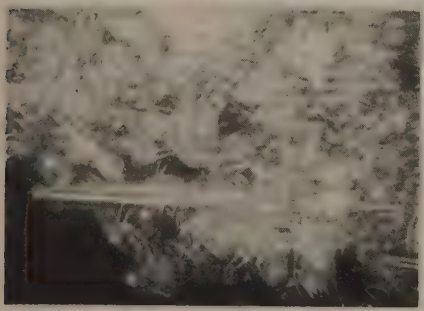
Abb. 9. Darminhaltsausschnitte von Ammocöten aus verschiedenen Biotopen.
A aus der Steiermark, Mur bei Leoben Göß; B aus der Steiermark, Lemsitz; C aus der Steiermark, Raab; D aus der Steiermark, Laßnitz; E aus Deutschland, Taunus; F aus Deutschland, Sauerland; G aus Deutschland, Taunus; H aus Deutschland, Sauerland.

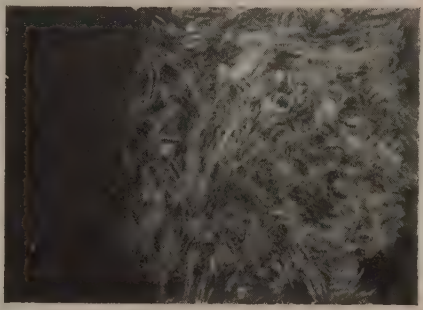

A

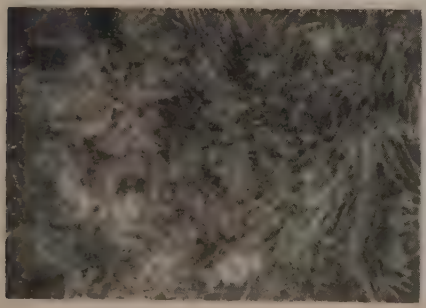

B

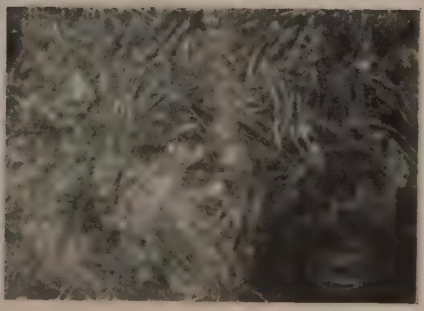

C


D


E


F


G


H

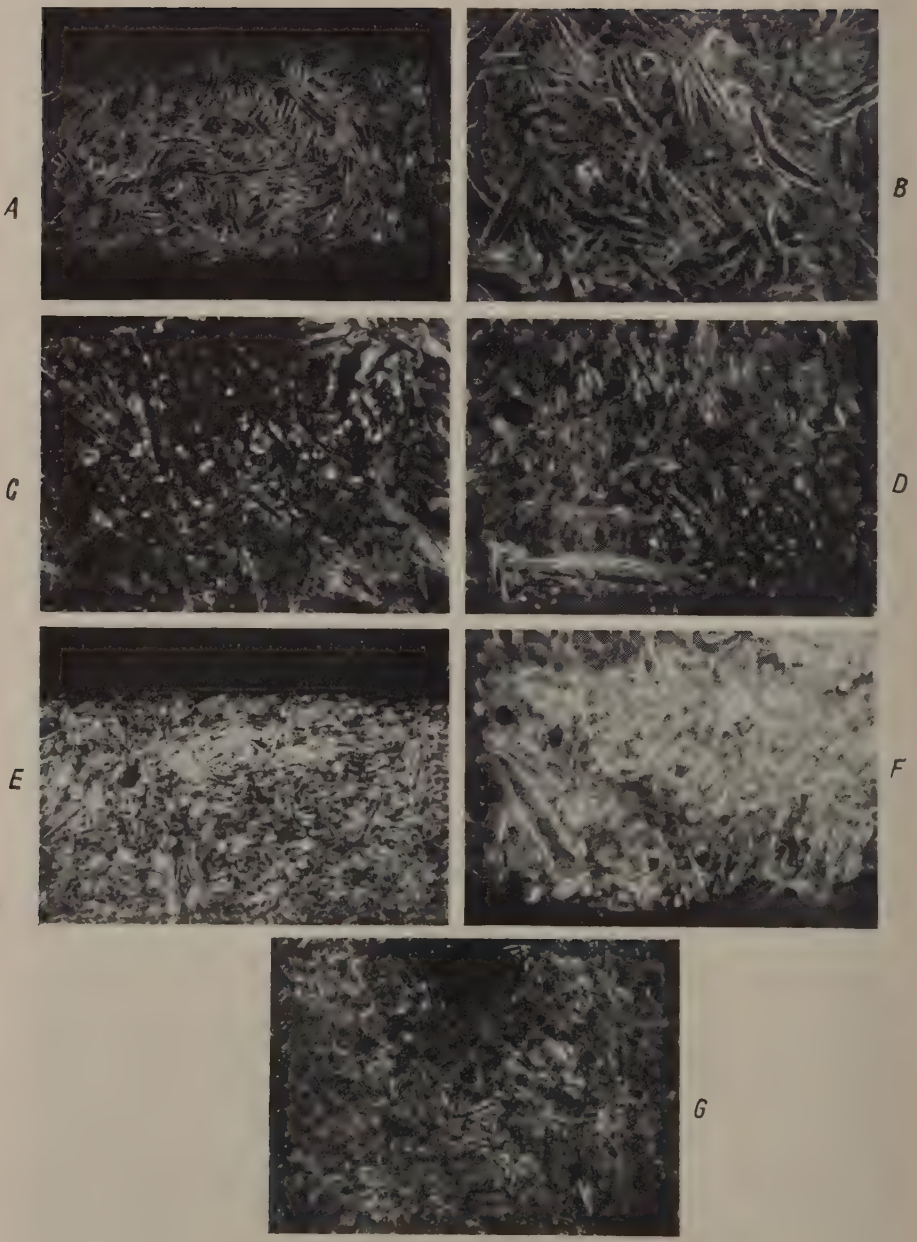


Abb. 10.

Stadien des zweiten und dritten Lebensjahres, die sich in der stärksten Wachstumsphase befinden.

Bei den Nahrungsuntersuchungen wurde auch die Korngröße der mitgenommenen Teilchen (Detritus und Sand) bestimmt. An den Fundplätzen der einjährigen Cyclostomenlarven hatten die Schlammproben einen sehr homogenen Charakter, während sie in den Wohngebieten der zwei- bis dreijährigen Ammocöten etwas heterogener waren (Abb. 7).

Zuerst wurde die Korngröße in Schlammprobenentnahmen in unmittelbarer Nähe der Wohnröhrenöffnung festgestellt. Als Schlammstecher benutzte ich eine einfache Glasröhre mit einem Querschnitt von 1 cm². Beim Herausziehen aus dem Schlamm verhinderte ein Ventilmechanismus das Abgleiten des diatomeenhaltigen Sedimenttropfens.

Tabelle 5. Teilchengrößenwerte in μ in Kiemenkorb und Darm im entsprechenden larvalen Altersstadium

Fluß	Altersstadien der Ammocöten							
	I		II		III		IV	
	K	D	K	D	K	D	K	D
	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ
Raab	15—40	5—30	10—70	5—55	16—125	5—95	20—130	10—95
Mur	10—40	5—35	10—60	5—55	10—120	10—70	15—125	10—95
Teigitsch-Kainach	10—35	5—33	10—60	5—40	10—100	10—95	15—125	12—100
Raabnitz	10—35	5—30	15—45	8—40	15—115	8—95	20—125	8 95
Sulm	10—35	5—30	12—65	8—55	20—85	10—70	25—130	12 100

Erklärung zu obiger Tabelle: K = Kiemenkorb, D = Darm.

Aus Tabelle 5, die die Teilchengrößenwerte in μ in Kiemenkorb und Darm im entsprechenden larvalen Altersstadium aufzeigt, läßt sich erkennen, daß bereits vor der eigentlichen Nahrungsaufnahme eine Größenauslese der aufgenommenen Partikel erfolgt; im Darm befinden sich kleinere Teilchen als im Branchialraum (siehe auch Abb. 8).

Um einen Überblick über die Nahrung von Neunaugenlarven anderer europäischer Länder zu bekommen, habe ich Darminhalte von Ammocöten aller Stadien aus Deutschland und Italien untersucht: Ammocöten von *Lampetra planeri* aus dem Albaumbach im Sauerland, aus Eppstein im Taunus und aus den Bächen der Kölner Gegend, außerdem Larven von *Lampetra planeri* und *Lampetra planeri zanandreai* VLADYKOV aus der Turiner Gegend, aus der Gegend von Bologna, Vizenza, Padua, ebenso Exemplare von *Lampetra planeri* aus der Gegend der Station Neapel. Die Grundnahrung dieser Formen war mit der unserer heimischen Ammocöten identisch; alle enthielten im Darm Grundschlammdiatomeen (Abb. 9, 10).

Im Zusammenhang mit den Darminhaltsuntersuchungen bei den Agnathen untersuchte ich auch den Darminhalt bei den Acraniern. Bei *Branchiostoma lanceolatum* stellte ich ebenfalls Diatomeen als Nahrungsbestandteil fest. Wieweit diese als Nahrungsgrundlage angesehen werden können, müßten weitere Untersuchungen zeigen. Es ist jedoch sehr naheliegend, daß die Diatomeennahrung sich nicht nur auf die Cyclostomen beschränkt, sondern auch für die Acranier zutrifft.

Abb. 10. Darminhaltsschnitte von Ammocöten aus verschiedenen Biotopen. A aus Deutschland, Taunus; B aus Deutschland, Gegend um Köln; C aus Italien, Gegend von Bologna; D aus Italien, Gegend von Lonigo; E aus Italien, Gegend von Vizenza; F aus Italien, Gegend von Padua; G aus Italien, Gegend von Neapel.

3. Fütterungsversuche zur Frage der selektiven Agglutination bei der Nahrungsaufnahme der Ammocöten

Im Zusammenhang mit den Freilandbeobachtungen wurden künstliche Fütterungsversuche vorgenommen. Verfüttert wurde diatomeenhaltiger Schlamm, Reinkulturen von Diatomeen, Brennesselpulver, Weizenmehl, Stärke, Hefesuspensionen, künstliches Fischfutter, Oligochäten, Ciliaten und Rotatorien.

a) Lebendhaltung im Labor, Haltung der Kulturen, Fütterungsmethodik

Zuerst kultivierte ich sehr verschiedene Diatomeenarten, jedoch möglichst solche, die aus Darminhaltsuntersuchungen bereits bekannt waren: vor allem *Navicula, Cymbella, Diatoma, Diploneis, Fragilaria, Neidium* und *Amphora*-Arten. Diatomeenpolster von den Fundstellen wurden mitgenommen und die Einzelindividuen soweit wie möglich isoliert (was mir allerdings nicht restlos gelang). Reinkulturen, die ich aus dem Botanischen Institut erhielt, haben sich in einer Knopschen Nährlösung gehalten. Alle Diatomeenkulturen gediehen im Institut an schattigen Stellen sehr gut; Sonne und Wärme erwiesen sich als hemmende Fatoren für eine reiche Vermehrung. Ich bot die Diatmoeennahrung den Ammocöten stets in verschiedenen Konzentrationen an; ein Teil der Tiere war zuvor normal ernährt worden, ein zweiter Teil hatte leicht, ein dritter extrem gehungert.

Durch die Fütterungsversuche sollte festgestellt werden, wieweit Ammocöten, die im Freien in jedem Alter fast reine Diatomeenfresser sind, auch andere Nahrung aufnehmen. Ferner wurde verschiedene Nahrung gemischt, um festzustellen, ob die Tiere eine aktive Auswahl unter dem Gebotenen treffen.

b) Fütterungsversuche mit Diatomeen

Bei den Fütterungsversuchen mit Diatomeen wurden die verschiedenen Altersstadien jeweils aus den gleichen Biotopen gewählt; sie erhielten jeweils die gleiche Nahrung. Die Ammocöten kamen aus dem Aquarium in eine kleine Schale mit einem halben Liter Wasser.

In den Fütterungsversuchsreihen wurden in der Versuchsreihe Nr. 1 Tiere genommen, die sich in einem normalen Hungerzustand befanden (vor dem Versuch 3 bis 4 Tage in einem Aquarium mit Wasserzu- und -abfluß ohne Fütterung). In der Versuchsreihe Nr. 2 wurden ausgehungerte Tiere verwendet (3 bis 4 Wochen in dem Aquarium ohne Substrat). In der Versuchsreihe Nr. 3 wurden Ammocöten verwendet, die einer 3- bis 4monatigen Hungerperiode ausgesetzt waren (Vorbedingungen wie bei Nr. 1 und 2). Als Nahrungsangebot wurden jeweils 15 cm^3 einer Aufschwemmung des Nahrungsbreies, für eine angereicherte Menge 75 cm^3, für eine extrem angereicherte Menge 200 cm^3 verwendet.

Alle Altersstufen der Cyclostomenlarven nahmen die dargebotene Diatomeennahrung gleich auf. Schon beim ersten Versuch zeigte sich nach kurzer Zeit eine deutliche Anreicherung von Diatomeen im ersten Drittel des Kiemenkorbes, besonders am Schleimband. Die Nahrungspassage am Schleimband durch den Kiemenkorb in den Darm selbst war langsam. Erst bei Fütterungsversuchen extrem ausgehungerter Tiere mit einer hoch konzentrierten Diatomeennahrung war eine wesentliche Beschleunigung der Passage durch den Kiemenkorb zu erkennen. Tabelle 6 zeigt die Ergebnisse der Diatomeenverfütterung[1]).

---

[1]) Zwecks Raumersparnis bringe ich in den Tabellen 6 bis 8 nur die Versuchsreihe mit der Verfütterung von Diatomeen, mit Kieselgur und mit Aktivkohle.

Tabelle 6. Versuchsreihe mit Diatomeen

		I			II			III			IV		
		K	D	F	K	D	F	K	D	F	K	D	F
Versuchsreihe Nr. 1: Normaler Hungerzustand													
Normal	1 Min.	1	—	—	2	—	—	2	—	—	1	—	
	5 Min.	3	—	—	4	1	e.s.	4	1	e.s.	3	—	—
	15 Min.	4	2	e.s.	4	2	e.s.	4	2	e.s.	4	3	e.s.
	1 Std.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	4	3	i.b.
Angereichert	1 Min.	3	—	—	4	—	—	4	—	—	3	—	—
	5 Min.	4	—	—	4	1	e.s.	4	1	e.s.	3	—	
	15 Min.	5	2	e.s.	5	2	e.s.	5	2	e.s.	4	2	e.s.
	1 Std.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	4	2	e.e.
Stark angereichert	1 Min.	4	—	—	4	—	—	4	—	—	4		
	5 Min.	5	1	e.s.	5	1	e.s.	5	1	e.s.	5	1	e.s.
	15 Min.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	4	3	i.b.
	1 Std.	5	4	i.s.	5	4	i.s.	5	4	i.s.	5	3	i.b.
Versuchsreihe Nr. 2: Ausgehungerte Tiere													
Normal	1 Min.	2	—	—	3	—	—	3	—	—	2	—	—
	5 Min.	3	1	e.s.	4	1	e.s.	4	1	e.s.	3	1	e.s.
	15 Min.	4	2	e.s.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	4	2	e.s.
	1 Std.	5	3	i.b.	5	4	i.b.	5	4	i.s.	5	3	i.b.
Angereichert	1 Min.	2	—	—	3	—	—	3	—	—	3	—	—
	5 Min.	3	1	e.s.	4	2	e.s.	4	2	e.s.	4	1	e.s.
	15 Min.	4	2	e.s.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.
	1 Std.	5	3	i.b.	5	4	i.s.	5	4	i.s.	5	4	i.s.
Stark angereichert	1 Min.	3	—	—	3	—	—	3	—	—	3	—	—
	5 Min.	4	2	e.s.	4	2	e.s.	4	2	e.s.	4	1	e.s.
	15 Min.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.
	1 Std.	5	4	i.s.	5	4	i.s.	5	4	i.s.	5	4	i.s.
Versuchsreihe Nr. 3: Extrem ausgehungerte Tiere													
Normal	1 Min.	2	—	—	3	—	—	3	—	—	3	—	—
	5 Min.	3	1	e.s.	4	1	e.s.	4	1	e.s.	3	1	e.s.
	15 Min.	4	2	e.s.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	4	2	e.s.
	1 Std.	5	3	i.b.	5	4	i.s.	5	4	i.s.	5	4	i.s.
Angereichert	1 Min.	3	—	—	3	—	—	3	—	—	3		
	5 Min.	4	2	e.s.	4	2	e.s.	4	2	e.s.	4	2	e.s.
	15 Min.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.
	1 Std.	5	4	i.s.	5	4	i.s.	5	4	i.s.	5	4	i.s.
Stark angereichert	1 Min.	3	—	—	4	—	—	4	—	—	3	—	
	5 Min.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.
	15 Min.	5	4	i.s.	5	4	i.s.	5	4	i.s.	5	4	i.s.
	1 Std.	5	5	i.s.	5	5	i.s.	5	5	i.s.	5	5	i.s.

Zeichenerklärung: nichts, 1 manche, 2 wenige, 3 mehrere, 4 stark angehäuft, 5 sehr stark angehäuft, i.b. in Ballen, i.s. in Streifen, e.s. erster Schub, I–IV Altersstadien vom 1. bis 4. Lebensjahr, K Kiemenkorb, D Darm, F Form des Nahrungsschubes

In der ersten Versuchsreihe, in welcher Ammocöten nach normalem Hungerzustand und Nahrungsangebot gefüttert wurden, ergaben sich bei allen drei Nahrungskonzentrationen keine wesentlichen Unterschiede. Die Tiere hatten eine normale Nahrungsaufnahme, was auch die Darminhaltsuntersuchungen bestätigen. In der zweiten Versuchsreihe kamen die Ammocöten aus einem längeren Hungerzustand. Bei ihnen war eine gesteigerte Nahrungsaufnahme zu erkennen, die sich im dritten Versuch mitunter nach einem extremen Hungerzustand zu einem „Schlingen" ausweiten konnte. Bereits nach etwa 1 bis 2 Minuten war hinter dem Velum an den Schleimbändern eine dichte Diatomeenansammlung zu erkennen, und nach 3 Minuten waren bereits bis zu zwei Drittel der Diatomeen aktiv an der Schleimschnur entlang zum Darmtrakt transportiert worden; nach 4 bis 5 Minuten war der gesamte Schleimstrang des Kiemenkorbes mit Diatomeen besetzt, und die ersten Diatomeen glitten in den Darm. Die während der verschiedenen Versuchsreihen eröffneten Kiemenkörbe erwiesen in allen Altersklassen das erwartete Bild: die Ammocöten aller Altersstufen hatten Diatomeen aufgenommen. Die Freilandbeobachtungen waren hiernach also voll bestätigt. Die Diatomeen passieren den Kiemenkorb sehr schnell, während eine unnatürliche Nahrung langsamer transportiert wird. Wahrscheinlich werden die Diatomeen bei ihrem Aufenthalt im Kiemenkorb vom Schleimsekret umgeben und völlig mit ihm verklebt. Die mit dem Atemwasser eingestrudelten Kieselalgen klumpen sich mehr und mehr zusammen und erreichen schließlich als fest verklebte Ballen den eigentlichen Verdauungstrakt. Bei dieser Wanderung durch den Kiemenkorb quellen sie gleichzeitig stark auf, und das Grün der Phaeoplasten verschwindet oder verwandelt sich in ein schmutziges Braungrün. Dieser Umstand läßt an eine Vorverdauung oder an eine beginnende Autolyse der Diatomeen denken. Untersuchungen hierüber sind von mir aber im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht angestellt worden. Für die Passage selbst bildet sich zuerst hinter dem Velum eine große Schleimmenge, die sich dann in eine stark diatomeenhaltige Schleimschnur der Hypo- und Epibranchialrinne entlang caudad zieht, um sich hinter der letzten Kiemenkorböffnung zu einem Nahrungsschleimpaket zu verdichten. Von hier aus wird die verklumpte Nahrung in einem „Schub" dem Darm zugeführt, wo die Nahrungspakete peristaltisch weiterbewegt werden. Sobald sie die Mitte des Darmes erreicht haben, verlieren die Phaeoplasten ihre Farbe völlig. Bei Tieren, die dann lange und vollständig gehungert hatten und bei der Versuchsfütterung reichlich Nahrung erhielten, füllte sich der Darm bereits innerhalb einer Stunde. Wann die Diatomeen ausgestoßen wurden, konnte ich nicht genau feststellen, doch dürfte dies nicht vor 48 Stunden erfolgen. In den Versuchen erhielten die Ammocöten *Amphora* und *Neidium* zu fressen. Diese Diatomeen sind untereinander größengleich (*Amphora* 70/35 μ, *Neidium* 85/35 μ). Von allen vier Altersstadien wurde diese Nahrung ohne Zögern aufgenommen. Im natürlichen Biotop aber werden in jedem Alter bestimmte Arten bevorzugt. Auch mit den Diatomeen führte ich die gleichen Haftversuche durch wie bei allen Fütterungsversuchen. Die aus den narkotisierten Neunaugenlarven herauspräparierte Schleimschnur zeigte nach Einlegen in verschiedene Diatomeenkonzentrationen bei allen Altersklassen der Ammocöten dasselbe Verhalten: die angebotene Nahrung haftete sofort am Schleimsekret. Bei einer in Massen angebotenen Diatomeennahrung bildeten sich sehr schnell relativ große Ballen am Schleimband; ich konnte aber dabei nicht beobachten, daß bestimmte Diatomeengrößen bevorzugt haftengeblieben wären.

c) Fütterungsversuche mit anderen Substanzen

Bei der Bewertung der Fütterungsversuche mit Diatomeen ergaben sich zwei Fragen:

1. Spielt der elektrostatische Ladungszustand der Diatomeen im Verhältnis zu der Ladung des Schleimbandes eine entscheidende Rolle bei der bevorzugten Aufnahme der Diatomeen?

2. Ist vielleicht nicht die Ladung, wohl aber die Oberflächenstruktur von ausschlaggebender Bedeutung?

Hierzu wurden Versuche mit einer Reihe anderer Substanzen angestellt.

Auch für diese Versuche wurden Ammocöten gleicher Vorbehandlung wie für die Diatomeenverfütterung verwendet.

Die parallellaufenden Versuchsreihen mit Aktivkohle und Kieselgur sprachen für den Punkt 2. Die Einzelergebnisse habe ich im folgenden zusammengefaßt: Tabelle 7 und 8.

Beide Stoffe, also keine Bestandteile der Nahrung der Ammocöten, wurden aufgenommen und in den Darm transportiert. Vielleicht kann man aus diesem Befund schließen, daß der Oberflächenstruktur der Nahrung, wenn nicht die einzige, so doch eine sehr entscheidende Funktion zukommt[1]).

In drei Versuchsreihen verfütterte ich ferner Weizenmehlaufschwemmungen, gekochte und ungekochte Stärke. Die Ammocöten verhielten sich der angebotenen Nahrung gegenüber nicht ablehnend. Das Weizenmehl nahmen sie gern auf, dieses wurde aber langsamer in den Darm befördert als Diatomeen. Am herauspräparierten Schleimband blieb Weizenmehl gut haften. Zwar war bei einer stärkeren Anhäufung des Substrats nicht die typische „Ballenform", wie sie mit den Diatomeenfütterungsversuchen erhalten werden konnte, zu sehen, das Schleimband belud sich aber gleichmäßig mit Mehl. Ich zog daraus den Schluß, daß das Weizenmehl in seiner Beschaffenheit dem Detritus des natürlichen Biotops sehr ähnlich ist, welcher die Ernährungsgrundlage während der diatomeenarmen Jahreszeit, also Spätherbst und Winter, bildet.

Die Versuche mit gekochter und ungekochter Stärke unterschieden sich nur wenig von der oben beschriebenen. Ebenso zeigten beide Versuchsreihen sehr ähnliche Ergebnisse. Auch bei den Haftversuchen war das gleiche wie bei Weizenmehl zu beobachten.

Unter den gleichen Voraussetzungen — drei Hungerzustände der Ammocöten und drei Substratkonzentrationen — liefen weitere Fütterungsversuche:

1. Verfütterung des Kindernährmittels „Milupa" ohne und mit Hefezusatz.

2. Verfütterung von fein zermahlenen Brennesselblättern.

3. Verfütterung von Detritus, der dem natürlichen Biotop entnommen worden war und vor dem Versuch durch ein gröberes Planktonnetz gesiebt wurde.

Die verwendeten Futtermittel Weizenmehl, Stärkemehl, „Milupa" und Brennesselpulver bewirken alle ein sehr ähnliches Verhalten. Sie werden nicht sehr stürmisch von den Ammocöten eingestrudelt, aber doch gefressen. Dieses entspricht vollkommen den Verhältnissen in der natürlichen Umgebung während der diatomeenarmen Jahreszeit: In dieser Zeit strudeln die Cyclostomenlarven Detritus ein, der am Schleim-

[1]) Wieweit in der selektiven Nahrungswahl der Ammocöten außerdem Potentialdifferenzen eine Rolle spielen, habe ich in dieser Arbeit nicht untersucht.

Tabelle 7. Versuchsreihe mit Kieselgur (Diatomeenerde)

		I			II			III			IV		
		K	D	F	K	D	F	K	D	F	K	D	F
Versuchsreihe Nr. 1													
Normal	1 Min.	1	—	—	1	—	—	1	—	—	1	—	—
	5 Min.	2	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	15 Min.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.
	1 Std.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.
Angereichert	1 Min.	1	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	5 Min.	2	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	15 Min.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.
	1 Std.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.
Stark angereichert	1 Min.	1	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	5 Min.	2	—	—	3	—	—	3	—	—	3	—	—
	15 Min.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.
	1 Std.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.
Versuchsreihe Nr. 2													
Normal	1 Min.	1	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	5 Min.	2	—	—	3	—	—	3	—	—	3	—	—
	15 Min.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.
	1 Std.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.
Angereichert	1 Min.	1	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	5 Min.	2	—	—	3	—	—	3	—	—	3	—	—
	15 Min.	3	1	e.s.	4	1	e.s.	4	1	e.s.	4	1	e.s.
	1 Std.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.
Stark angereichert	1 Min.	2	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	5 Min.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.
	15 Min.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.
	1 Std.	4	2	i.s.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.
Versuchsreihe Nr. 3													
Normal	1 Min.	2	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	5 Min.	3	—	—	3	—	—	3	—	—	3	—	—
	15 Min.	4	1	e.s.	4	1	e.s.	4	1	e.s.	3	1	e.s.
	1 Std.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.
Angereichert	1 Min.	2	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	5 Min.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.
	15 Min.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.
	1 Std.	4	2	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.
Stark angereichert	1 Min.	3	—	—	3	—	—	3	—	—	2	—	—
	5 Min.	4	1	e.s.	4	1	e.s.	4	1	e.s.	4	1	e.s.
	15 Min.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.
	1 Std.	4	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.	5	3	i.b.

Zeichenerklärung: — nichts, 1 manche, 2 wenige, 3 mehrere, 4 stark angehäuft, 5 sehr stark angehäuft. i.b. in Ballen, i.s. in Streifen, e.s. erster Schub. I—IV Altersstadien der Ammocöten vom 1. bis 4. Lebensjahr. K Kiemendarm, D Darm, F Form des Nahrungsschubes

Tabelle 8. Versuchsreihe mit Aktivkohle

		I			II			III			IV		
		K	D	F	K	D	F	K	D	F	K	D	F
Versuchsreihe Nr. 1													
Normal	1 Min.	—	—	—	1	—	—	1	—	—	1	—	
	5 Min.	1	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	15 Min.	2	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.
	1 Std.	3	1	i.b.	3	2	i.b.	3	2	i.b.	3	2	i.b.
Angereichert	1 Min.	—	—	—	1	—	—	1	—	—	1	—	—
	5 Min.	2	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	
	15 Min.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.
	1 Std.	3	2	i.b.	4	2	i.b.	4	2	i.b.	4	2	i.b.
Stark angereichert	1 Min.	1	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	-
	5 Min.	2	—	—	2	1	e.s.	2	1	e.s.	2	1	e.s.
	15 Min.	2	1	e.s.	3	2	i.b.	3	2	i.b.	3	2	i.b.
	1 Std.	3	2	i.b.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.
Versuchsreihe Nr. 2													
Normal	1 Min.	—	—	—	1	—	—	1	—	—	1	—	—
	5 Min.	1	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	15 Min.	2	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.
	1 Std.	3	2	i.b.	4	2	i.b.	4	2	i.b.	4	2	i.bl
Angereichert	1 Min.	—	—	—	1	—	—	1	—	—	1	—	
	5 Min.	2	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	-
	15 Min.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.	3	1	e.s.
	1 Std.	3	2	i.b.	4	2	i.b.	4	2	i.b.	4	2	i.b.
Stark angereichert	1 Min.	1	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	
	5 Min.	2	—	2	1	—	e.s.	2	1	e.s.	2	1	e.s.
	15 Min.	2	1	e.s.	3	2	i.b.	3	2	i.b.	3	2	i.b.
	1 Std.	3	2	i.b.	4	2	i.s.	4	2	i.s.	4	2	i.s.
Versuchsreihe Nr. 3													
Normal	1 Min.	1	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	5 Min.	2	—	—	3	—	—	3	—	—	3	—	—
	15 Min.	3	1	e.s.	4	1	e.s.	4	1	e.s.	4	1	e.s.
	1 Std.	4	2	i.b.	4	2	i.b.	4	2	i.b.	4	2	i.b.
Angereichert	1 Min.	1	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	5 Min.	2	—	—	3	—	—	3	—	—	3	—	-
	15 Min.	2	1	e.s.	3	2	e.s.	3	2	e.s.	3	2	e.s.
	1 Std.	3	2	i.b.	4	2	i.b.	4	2	i.b.	4	2	i.b.
Stark angereichert	1 Min.	1	—	—	2	—	—	2	—	—	2	—	—
	5 Min.	2	—	—	3	—	—	3	—	—	3	—	—
	15 Min.	2	1	e.s.	4	2	e.s.	4	2	e.s.	4	2	e.s.
	1 Std.	3	2	i.b.	5	2	i.s.	5	2	i.s.	5	2	i.s.

Zeichenerklärung: nichts, 1 manche, 2 wenige, 3 mehrere, 4 stark angehäuft, 5 sehr stark angehäuft. i.b. in Ballen, i.s. in Streifen, e.s. erster Schub. I—IV Altersstadien vom 1. bis 4. Lebensjahr. K Kiemendarm, D Darm. F Form der Nahrungsschubes

band haftet und weitertransportiert wird. Es ist denkbar, daß in der diatomeenarmen Zeit Detritus einen Teil des Nahrungsbedarfes des Ammocöten deckt. Mit Ausnahme der Versuchsreihe mit der Hefeaufschwemmung waren die Ergebnisse etwa parallel: Während das Nährmittel „Milupa" in seiner „Aufnahmefreudigkeit" durch die Ammocöten mehr eine Tendenz zum Weizenmehl verrät, zeigte das Brennesselpulver eine Verwandtschaft zu Detritus.

d) Fütterungsversuche mit Paramäcien

Zu diesen Versuchen verwendete ich Ammocöten aller vier Altersklassen aus Raabnitz, Sulm und Mur. Sie wurden im Labor in einem Versuchsaquarium von Oktober bis Januar 1955 gehalten und nur mit wenig Diatomeen gefüttert, da das Nahrungsangebot der Ammocöten auch im natürlichen Milieu zu dieser Zeit gering ist. In drei Versuchsreihen erhielt ich folgendes Bild: Alle Ammocöten zeigten ein deutliches, starkes Unbehagen, sobald ihnen Paramäcien vorgesetzt wurden. Ich beobachtete, daß sich die Paramäcien im Kiemenkorb befanden: Sämtliche durch das Atemwasser eingestrudelten Ciliaten hafteten lose auf den Schleimbändern und wurden durch sie an die Kiemenkorbspalten transportiert, jedoch wesentlich langsamer als bei gleich großen anorganischen Partikelchen. Läßt man die Ammocöten in der Ciliatenkultur, so sind nach 5 bis 6 Stunden schwerste Lähmungserscheinungen zu beobachten; bringt man bereits stark gelähmte Tiere in frisches Wasser, erholen sie sich nicht mehr und gehen nach längerer Zeit ein. Selbst starke Tiere des dritten und vierten Altersstadiums, die nur leicht gelähmt erscheinen, erholen sich im frischen Wasser nur vorübergehend und sterben später ab. Diese Erscheinungen sind wahrscheinlich auf die Giftwirkung der Trichocysten zurückzuführen.

Bei der Präparation zeigten die toten Tiere folgendes Bild: Kiemenkorb und Kiemenöffnungen stark blutunterlaufen und gequollen, auch der After stark entzündet und rot angelaufen. Im Darm selbst fand ich bei allen Versuchen niemals Paramäcien, hingegen war sein Lumen von einer schleimigen, blutigen Masse erfüllt. Der eröffnete Kiemenkorb zeigte an den Kiemenspalten stark blutunterlaufene Stellen und war stark entzündet; im Kiemenkorb selbst war das Sekret blutig und auch das Schleimband mit Blut durchsetzt. Im ganzen bot sich das Bild einer sehr starken Schädigung.

Um festzustellen, wie fest die Paramäcien am Schleim selbst haftenbleiben, präparierte ich Schleimbänder aus Neunaugenlarven aller Altersstadien auf. Zunächst wurde das Schleimband 10 Sekunden lang in eine kleine Schale mit vielen Paramäcien gelegt, hernach herausgenommen und unter dem Mikroskop abgesucht.

Am Schleim selbst bleiben die Paramäcien nicht haften, sie schwimmen im umgebenden Medium herum. Der gleiche Versuch nach einem Aufenthalt von einer Minute in der Paramäcienkultur zeigte das gleiche Ergebnis.

In einem dritten Versuch beließ ich das Schleimband 5 Minuten lang in einer sehr stark angereicherten Paramäcienkultur. Unter dem Binokular konnte nur ein kurzes, schwaches Anhaften mancher Tiere am Schleimband beobachtet werden. Die Paramäcien lösten sich selbst wieder aus eigener Kraft. Ein weiterer Versuch, bei dem das herauspräparierte Schleimband 1 Stunde lang in der oben erwähnten Aufschwemmung blieb, gab ein völlig gleiches Bild.

Damit ist festgestellt, daß das Sekret des Kiemendarms der Ammocöten nicht in der Lage ist, Paramäcien festzuhalten. Es sei hier hinzugefügt, daß im natürlichen Biotop der Neunaugenlarven kaum Paramäcien auftreten.

e) Fütterungsversuche mit feinstem Fischfutter, mit fein zerhackten Tubificiden, mit kleinsten Nematoden und mit Rotatorien

Als letzte Versuchsreihe prüfte ich sehr unterschiedliche und abweichende Nahrungssubstanzen, ebenfalls unter Einhaltung der bekannten Bedingungen.

1. Fein zerkleinertes käufliches Fischfutter.
2. Kleine Nematodenarten — Älchen zerhackt.
3. Gut zerkleinerte Tubificiden (breiig zermahlen).
4. Rotatorien.

Das Ergebnis ist dem der Paramäcienversuche sehr ähnlich. Partikelchen von Fischfutter, Tubifex und Nematoden wurden passiv mit dem Atemwasser eingestrudelt, jedoch nur in einem konzentrierten Substrat und nach einer strengen Hungerperiode. Die Ammocöten versuchten stets, die mit dem Atemwasser eingestrudelten Partikelchen rasch mit Schleim durch die Kiemenkorböffnungen auszustoßen. Wo es ihnen nicht gelang (bei langen Versuchszeiten), führte dieses unphysiologische Nahrungsangebot zu schweren Störungen. Im Darm war auch nach extrem langen Versuchszeiten keine Spur der dargebotenen Versuchsnahrung zu finden. Bei den Haftversuchen mit dem herauspräparierten Schleimband war nie ein Beladen mit diesen Nahrungspartikelchen zu beobachten.

Rotatorien wurden in jeder dargebotenen Konzentration von den Ammocöten abgelehnt; es traten Schädigungen ein, sobald in einem konzentrierten Substrat die Rotatorien nicht mehr mit dem Schleim hinausbefördert werden konnten. Noch stärkere Konzentrationen brachten Lähmungen und schließlich den Tod.

f) Zusammenfassung der Fütterungsversuche

Meine Fütterungsversuche und Darminhaltsuntersuchungen der Larven von einheimischen Süßwassercyclostomen stimmen sehr gut überein und ergänzen sich. Weizenmehl, Stärke, „Milupa" und Brennesselpulver dürften als dem Detritus analoge Nahrungsbestandteile gelten. Nahrungsangebot in Form von Tubifex, Fischfutter, Nematoden, Paramäcien und Rotatorien stößt auf Ablehnung und führt bei Nahrungszwang zum Tode. Daß Kieselgur und Aktivkohle mit derselben Freßfreudigkeit wie Diatomeen aufgenommen werden, ergibt sehr interessante Aspekte, die in einer späteren Arbeit behandelt werden sollen. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist die Ursache in der Oberflächenstruktur gegeben, die sich auch als ein wesentlicher Faktor in der Selektion der Nahrung erwiesen hat.

Zusammenfassend können wir über die Ernährungsbiologie der Ammocöten sagen, daß sich diese in den Sommermonaten ausschließlich von Diatomeen ernähren und in den Herbst- und Wintermonaten eine Zusatznahrung im Detritus finden. Die Nahrungsaufnahme ist teilweise selektiv. Selektionierende Organe sind die Mundzirren mit ihrer zusätzlichen Reusenfunktion und die vom Kiemenkorb sezernierten Schleimbänder mit ihrer Agglutinationsfähigkeit. Verdauung und Quellung der Nahrung erfolgen im Kiemenbereich bei dem langsamen Wandern der Nahrungspartikel den Schleimbändern entlang zum Darmtrakt.

D. NEBENERGEBNISSE

a) Kontraktionsfrequenz der Kiemendarmkonstriktoren

Die Konstriktoren des Kiemendarms pumpen Wasser mit einer Kontraktionsfrequenz von 0,6 bis 1 Hz (= 40 bis 65 Kontraktionen pro Minute). Sauerstoff-

mangel erhöht die Frequenz nicht, wohl aber waren die Kontraktionen beim Einwühlen in einen neu dargebotenen Schlamm erhöht (allgemeine Erregung des Tieres).

b) Das Wohnröhrensystem der Ammocöten

Im Schlamm bauen die Ammocöten Röhrensysteme mit einer Ein- und Ausfuhröffnung und vielen Quergängen. Die Tiefe der Schlammlöcher hängt vom Alter bzw. der Größe der Tiere ab.

c) Das Größenwachstum

Besitzt ein *Ammocötes* im 1. Jahr eine Länge von 35 bis 40 mm, so wächst diese Larve im nächsten und übernächsten Jahr (2. und 3. Wachstumsjahr) bis zu 4 mm im Monat. Im 4. Lebensjahr ist die Wachstumsgeschwindigkeit zu Beginn gleich dem Zuwachs im 2. und 3. Jahr, nimmt aber gegen den Herbst stark ab. Immerhin maß ich eine durchschnittliche Wachstumsgeschwindigkeit von 3,4 bis 4 mm pro Monat. Bei den durchgeführten Gewichtskontrollen stellte ich fest, daß das Gewicht im 2. Lebensjahr und dann besonders beim Übergang vom 2. zum 3. Lebensjahr eine beachtliche Zunahme erfährt, die jedoch noch von der Zunahme vom 3. zum 4. Jahr übertroffen wird.

d) Der Tagesrhythmus

Ennequist (1937) hat einen Tagesrhythmus, Wigren (1952) einen Nachtrhythmus bei erwachsenen Cyclostomen angegeben, der auch jahreszeitlich verschieden geprägt sein soll. Trotz mehrerer darauf hingezielter Beobachtungen (Nachtbeobachtungen, Beobachtungen bei Rot- und Blaulicht, im Dunkeln, bei zeitweisem Licht) konnte ich nie feststellen, daß die Ammocöten in einem bestimmten Rhythmus den Schlamm verlassen.

E. ZUSAMMENFASSUNG

In den steirischen Flüssen, die untersucht wurden, findet sich neben *Lampetra planeri* auch *Eudontomyzon danfordi* (Zanandrea 1956). Beide Arten wurden in die Untersuchung einbezogen.

I. Ergebnisse, die sich auf die Verbreitung der Ammocöten beziehen

1. Sie bewohnen Schlammbänke aus diluvialem und alluvialem Material, die stets (besonders im Frühjahr und Sommer) mit dicken Diatomeenpolstern überzogen sind.

2. Sonnige Stellen werden nicht bewohnt. Man findet die Ammocöten stets in ganztägig beschatteten Stellen der Gerinne.

3. Die Strömungsgeschwindigkeit des Wassers beträgt in allen untersuchten Flüssen in einer Tiefe von 25 cm übereinstimmend 40 cm/sec. Die Schlammbank der *Ammocötes*-Fundstellen nahe den Wohnröhren hat eine Korngröße von 180 bis 380 μ, und die Wassertemperatur an den untersuchten Stellen schwankt jahreszeitlich zwischen 0,2 bis 18° C. Der Chemismus der Bäche ist an sämtlichen Fundstellen annähernd gleich.

II. Die Nahrung der Ammocöten

1. Wie schon Sterba (1953) feststellte, ist der Kiemendarm frei von Sand- und Detrituspartikelchen. Der durch den Kiemendarm streichende kräftige Wasser-

strom führt Nahrungspartikelchen (Diatomeen, Detritus) an den schleimsezernierenden Epithelien vorbei, wo sie festgeklebt und mit den Schleimbändern allmählich in den verdauenden Darm transportiert werden.

5. Aus Darminhaltsausstrichen und Querschnitten durch den Darm geht hervor, daß an allen untersuchten Fundstellen (Steiermark, Rheinland, Italien) der Darm von *Lampetra planeri* und *Eudontomyzon danfordi* mit Diatomeen gefüllt ist, wobei im Winter jedoch ein beträchtlicher Detritusanteil vorhanden ist.

6. Jedes Larvenstadium enthält eigene, für das betreffende Alter charakteristische Diatomeen. Aus Vergleichsuntersuchungen über den Diatomeenbestand des Wohnschlammes und jenen des Darmes geht hervor, daß von Tieren nicht wahllos alle Diatomeen des Wohngebietes aufgenommen werden; die Ammocöten treffen vielmehr eine Auswahl unter dem Vorhandenen.

7. Die im Rahmen dieser Arbeit in die Untersuchungen mit einbezogenen Diatomeenarten werden in den einzelnen Monaten in verschiedener Individuenzahl auf den Schlammbänken gefunden. Im Mittel trifft man in allen steirischen Flüssen in den Monaten Mai bis Juli auf eine maximale, in den Monaten Dezember, Januar auf eine minimale Entwicklung. In denselben Monaten findet man auch im Darm der Ammocöten das entsprechende mengenmäßige Maximum bzw. Minimum an Diatomeen. In den Wintermonaten steigt der prozentuale Anteil der aufgenommenen Detritusteilchen. Es wird vermutet, daß diese eine Ergänzungsnahrung darstellen.

8. Fütterungsversuche an gefangengehaltenen und zuvor hungernden Ammocöten im Labor ergaben, daß Diatomeen, Kieselgur und Aktivkohle lebhaft aufgenommen und von den Schleimbändern in den Darm transportiert werden. Weizenmehl, „Milupa", Hefe, Brennesselpulver und Stärke werden ebenfalls aufgenommen, jedoch weniger lebhaft. Paramäcien, zerkleinerte Tubificiden und Fischfutter werden zwar in den Kiemenkorb befördert, sind im Darm jedoch nicht nachzuweisen. Dieses Futter schädigt die Schleimbänder und verursacht Lähmungserscheinungen und schließlich das Absterben der Tiere.

9. Das Agglutinationsvermögen des isolierten Schleimbandes wurde untersucht. Diatomeen, Kieselgur und Aktivkohle kleben an ihm sehr gut. Es konnte allerdings nicht festgestellt werden, welcher Mechanismus dies bewirkte und ob eine selektive Agglutination bestimmter Diatomeenarten am isolierten Schleimband stattfindet, obwohl eine solche vermutet werden muß. Die das Tier schädigenden Paramäcien, Tubificiden, Oligochäten und Rotatorien werden vom Schleimband nicht oder unvollkommen festgehalten.

10. Das Schleimband transportiert Diatomeen rascher als Weizenmehl. Im rückwärtigen Teil des Kiemendarmes werden die zu Ballen verklebten Diatomeen weiterbefördert. Die in den Darm aufgenommenen Schlammpartikelchen haben die gleiche Größe wie die aufgenommenen Diatomeen, was für eine Reusenfunktion der Mundzirren spricht.

III. Nebenergebnisse

Die Konstriktoren des Kiemendarmes pumpen das Wasser mit einer Frequenz von 0,6 bis 1 Hz. Nicht der Sauerstoffmangel, aber die allgemeine Erregung des Tieres erhöht die Frequenz. Das Wohnröhrensystem mit Ein- und Ausfuhrgang ist verzweigt. Im Freien sind das altersmäßig bedingte Längenwachstum und die Gewichtszunahme günstiger als unter Laborbedingungen.

Ein bestimmter Tages- oder Nachtrhythmus im Verlassen der Wohnröhren konnte nicht beobachtet werden.

Auch im Branchialraum und im Enddarm von *Amphioxus* finden sich Diatomeen.

Literatur

Applegate, V. C., 1950: Natural history of the sea lamprey (Petromyzon marinus) in Michigan. U.S. Fish and Wild. Serv. Spec. Sci. Fisheries No. 55.

Bahr, K., 1952a: Über Haltung und Zucht des Flußneunauges (Petromyzon fluv. L.). Die Aquar. u. Terr. Zschr. **5**, 8.

— 1952b: Beiträge zur Biologie des Flußneunauges (Petromyzon fluv. L.). Lebensraum und Ernährung. Zool. Jahrb., Abt. Syst., **81**, 4.

— 1953: Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie des Flußneunauges (Petromyzon fluv. L.) Zool. Jahrb., Abt. Syst., **82**, 1/2.

Berg, L. S., 1950: Beobachtungen über die Ernährung der Neunaugen. (Russ. Text.) Dokl. Akad. Nauk. SSSR 1951, T 77/2. Moskau.

Chappuis, P. A., 1939: Über die Lebensweise von Eudontomyzon danfordi Regan. Arch. f. Hydrobiol. **34**.

Dohrn, A., 1886: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. 9. Studie: Thyreoidea und Hypobranchialrinne bei Fischen, Ammocötes und Tunicaten. Mitt. Stat. Neapel **7**.

Eyferth-Schoenichen, 1925: Einfachste Lebensformen des Tier- und Pflanzenreiches. Bd. I: V. Bacillariaceae (Diatomeen).

Ennequist, F., 1937: Das Bachneunauge als ökologische Modifikation des Flußneunauges. Über die Fluß- und Bachneunaugen Schwedens. Vorl. Mitt., Ark. Zool. **29**A, Nr. 20.

Gage, S. H., 1928: The lampreys of the New York State. Life history and economies. Biol. Surv. of the Oswego River System., Supl. to 17th ann. Rep. N.Y. St. Dep.

Hustedt, F., 1930: Bacillariophyta (Diatomeae). Pascher, A.: Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas **10**, II. Aufl.

Keibl, F., 1927: Zur Entwicklungsgeschichte des Vorderdarms und des Pankreas beim Bachneunauge, Lampetra (Petromyzon) planeri und beim Flußneunauge, Lampetra (Petromyzon) fluviatilis Zschr. mikr.-anat. Forsch. **8**.

Kiekebusch, H. H., 1928: Bau und Entwicklung der Schilddrüse bei Neunaugenlarven (Lampetra fluviatilis L. und Lampetra planeri Bl.). Zschr. Morph. u. Ökol., Abt. A, **11**, 3/4.

Leach, W. J., 1939: The endostyle and thyroid gland of the brook lamprey Ichthyomyzon fossor. J. Morph. **65**, 3.

— 1940: Occurence and life history of the Northern brook lamprey Ichthyomyzon fossor, in Indiana. Copeia, No. 11.

— 1951: The hypophysis of lampreys in relation to the nasal apparatus. J. Morph. **89**, 2.

Lönnberg, E., 1893: Ichthyologische Notizen über die Variabilität bei Petromyzon. Bidr. K. Vet. Akad. Hand. 18, Stockholm.

— Favaro, G., Mozejko, B., u. Rauther, M., 1924: Cyclostomi. Bronns Klass. u. Ord. d. Tierr., 6. Bd., 1. Abt., Leipzig.

Newton, L., 1930: The feeding of Ammocötes. Nature, July.

Pietschmann, V., 1935: Cyclostomata. Kükenthal, Handb. d. Zool. **6**, 1, V. Lief.

Regan, C. T., 1911: A Synopsis of the Marsipobranchs of the Order Hyperoartii. Ann. Mag. Hist. **8**, 7.

Schroll, F., 1957: Zur Ernährungsphysiologie der Ammocöteslarven der Cyclostomen. Zool. Anz. **159**, 3/4.

Sterba, G., 1953/54: Die Physiologie und Histogenese der Schilddrüse und des Thymus beim Bachneunauge als Grundlage phylogenetischer Studien über die Evolution der innersekretorischen Kiemendarmderivate. Wiss. Zschr. Friedr.-Schiller-Univ. Jena **3**.

Vladikov, V., 1925: Über einige neue Fische aus der Tschechoslowakei (Karpathorußland). Zool. Anz. **64**, 11/12.

— 1931: Poissons della Russie sous Carpathique. Mem. Soc. Zool. France **29**.

Wigren, B. J., 1952: Dygensrytmiken hos nejanögat (Petromyzon fluv. L.). Med. Soc. Fauna et Flora fenn. **29**.

Weissenberg, R., 1925: Fluß- und Bachneunauge (Lampetra fluviatilis L. und Lampetra planeri Bloch), ein morphologisch-biologischer Vergleich. Zool. Anz. **63**, 11/12.

— 1926a: Die Lebensgeschichte der Neunaugen. Fischerbote **18**, 5.

Weissenberg, R, 1926b: Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Morphologie der Neunaugen I. Vorderdarm und Mundbewaffnung bei Lampetra planeri und fluviatilis. Zschr. mikr.-anat. Forsch. **5**.
— 1927: Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Morphologie der Neunaugen II. Das Reifewachstum der Gonaden bei Lampetra fluv. und Lampetra planeri. Zschr. mikr.-anat. Forsch. **8**.
Zanandrea, G., 1956a: Le Lamprede del Danubio: Considerazioni e confronti. Boll. di Pesca Piscicultura e Idrobiologie. A, XXXII, **11**, 2.
1956b: Appunti sulle Lamprede dell'Austria. Boll. di Zool. Italiana **23**. 2.
— 1957: Esame critico e comparatione delle Lamprede catturate in Italia. Estratto dall'Arch. Zool. Italiano **42**.

Dr. Fritz Schroll
Zoologisches Institut
Graz (Österreich)
Universitätsplatz 2

Werner Ladiges
Zoologisches Staatsinstitut und Zoologisches Museum, Hamburg

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER CICHLIDEN DES TANGANJIKA-SEES I

INHALTSVERZEICHNIS

1. *Tropheus moorei* Blgr. 432
2. *Tropheus duboisi* Marlier. 435
3. *Lamprologus leleupi* Poll 437
4. *Lamprologus compressiceps* Blgr.. 437

Durch großzügige Vermittlung von Herrn Walter Griem, Hamburg, erhielt die Fischsammlung des Hamburger Zoologischen Museums im Jahre 1958 als besonders wertvolle Bereicherung eine ganze Anzahl von Cichliden und anderen Fischen aus dem faunistisch so hochinteressanten Tanganjika-See. Das Material ist deshalb besonders wertvoll, weil zur Zeit nur in wenigen europäischen Museen, Tervuren und London ausgenommen, sich größere Sammlungen von dort befinden, vor allen Dingen aber von einzelnen Arten, so der immer noch in manchen Einzelheiten durchaus unklaren Gattung *Tropheus*, auch uns jetzt größere Reihen vorliegen.

Von den bei Poll 1957 aufgeführten 39 Cichlidengattungen des Tanganjika-Sees enthielt das Material Arten aus nicht weniger als 22. Die Zahl der für unsere Sammlung neuen Arten umfaßt 42 Cichliden- und 7 andere Arten.

Herrn Dr. M. Poll von Kongomuseum in Tervuren gebührt mein besonderer Dank für die freundliche Bestimmung eines wesentlichen Teils der schwierigen Formen.

Liste der gesammelten Arten[1]):

Petrochromis fasciolatus Blgr. (×)
Petrochromis polyodon Blgr.
Tilapia karomo Poll (×)
Cyathopharynx furcifer Blgr.
Simochromis babaulti Pellegrin
Simochromis curvifrons Poll
Simochromis diagramma (Gthr.) (×)
Simochromis marginatus Poll
Lobochilotes labiatus Blgr. (×)
Cyphotilapia frontosa Blgr. (×)
Limnotilapia dardennei (Blgr.)
Haplochromis horei (Gthr.) (×)
Haplochromis burtoni (Gthr.)
Xenotilapia ornatipinnis Blgr.
Callochromis macrops (Blgr.
Callochromis pleurospilus Blgr.
Eretmodus cyanostictus Blgr.
Spathodus marlieri Poll
Tanganicodus irsacae Poll (×)
Grammatotria lemairii Blgr.
Boulengerochromis microlepis (Blgr.)
Bathybates fasciatus (Blgr.)
Bathybates horni Stdr.
Perissodus microlepis Blgr.
Plecodus straeleni Poll
Tropheus moorei Blgr. (×)
Tropheus duboisi Marlier (×)
Telmatochromis caninus Poll
Telmatochromis temporalis Blgr.
Julidochromis marlieri Poll (×)
Lamprologus attenuatus Stdr.
Lamprologus callipterus Blgr.

[1]) Die in der Liste angekreuzten Arten wurden auch lebend in größerer Zahl eingeführt.

Liste der gesammelten Arten (Fortsetzung)

Lamprologus compressiceps Blgr. (×)
Lamprologus cunningtoni Blgr.
Lamprologus elongatus Blgr.
Lamprologus lemairi Blgr.
Lamprologus leleupi Poll (×)
Lamprologus modestus Blgr. (×)
Lamprologus pleuromaculatus Trew. Poll
Lamprologus savoryi elongatus Trew. (×)
Lamprologus tetracanthus Blgr.
Lamprologus tetrocephalus Blgr.
Lamprologus toae Poll

Von besonderer Bedeutung aber war die Tatsache, daß neben dem konservierten Material einige Arten auch in erheblicher Anzahl lebend nach Hamburg gelangten und mir so Gelegenheit geboten wurde, diese ökologisch und verhaltensmäßig noch nahezu unbekannten Fische einige Zeit lebend zu beobachten.

1. Tropheus moorei Blgr (Abb. 1)

Von dieser sehr auffallenden Art kamen neben etwa 100 konservierten Tieren fast ebenso viele lebende Exemplare. Dieses große Material erlaubt es, über die Variabilität in der Färbung etwas auszusagen.

Marlier versucht in einer kürzlich erschienenen, der Gattung *Tropheus* besonders gewidmeten Arbeit das ihm vorliegende Material mit gut bekannten Fundorten nach farbmäßig unterschiedenen Populationen aufzuteilen und kommt hierbei zu 5 Gruppen, von denen er die mit weiß bezeichnete Nr. 5 als eine besondere Art beschreibt. Er unterscheidet schwarz, orange, gelb und rot.

Da mir die genauen Fundorte meines Materials nicht bekannt sind, ich mich lediglich zu der Annahme berechtigt glaube, daß es sich um Material von einem

Abb. 1. *Tropheus moorei* Blgr. $^2/_3$ nat. Größe. (Aufn. W. Hoppe.)

Fundort[1]) handelt, möglicherweise aus verschiedenen Tiefen, wurde das ganze Material zusammengefaßt und in 2–3 unterschiedene Farbphasen aufgeteilt. Bei dieser Betrachtungsweise zeigt es sich nun, daß in der von mir als Farbtypus 2 bezeichneten Gruppe zahlreiche Übergänge vorkommen und alle nur denkbaren Kombinationen der angegebenen Farben möglich sind. Die Dreifarbenform: gelb-blauweiß-rot finde ich bei MARLIER überhaupt nicht. Zweifellos wird das Farbbild durch den stimmungsmäßig und altersmäßig bedingten Farbwechsel noch mehr verwirrt, eine Tatsache, die bei der Wertung der Farben als Populationsmerkmale besonders kritischer Beachtung bedarf.

BOULENGER gibt ursprünglich neben *Tr. moorei* noch eine zweite *Tropheus*-Art, nämlich *Tr. annectens* BLGR. an, beide Formen mit Fundort Tanganjika-See, erwägt aber selbst bei der zweiten Art schon ihre Aufhebung: „This species may have to be united with the preceding." (Das ist *Tr. moorei*.)

Die für diese zweite Art angegebenen Zahlenwerte fallen alle weitgehend in die Variationsbreite von *Tr. moorei*, lediglich die Färbung ist eine andere. *Tr. moorei* wird als: „Dark brown, with a large bluish-white blotch on each side of the body, the belly reddish brown, or dark reddish brown with darker edges to the dorsal scales; fins blackish or dull red, the dorsal tipped with black" beschrieben, während bei *Tr. annectens* nur: „uniform brownish" steht. POLL führt die zweite Art nicht mehr auf und gibt als Färbung für *Tr. moorei* an: „Brunâtre, avec les bords des ecailles plus foncés ou parfois entièrement brun foncé avec les nageoires noirâtres toujours plus obscures que le corps. La teinte fonce considérablement après la mort. Vivant, le poisson est vert olive avec le ventre jaunâtre. Il offre sur les flancs des taches et des fasciatures irrégulières d'un beau jaune citron pâle sur le corps. La tête porte sur le museau 3 bandes en chevron d'un brun orange et des ponctuations de même teinte sur l'opercule.

Une grosse tache de même couleur existe sur les flancs au dessus des pectorales. Les nageoires sont grisâtres, la dorsale et la caudale ornées de taches jaune citron. A la station 217, un individu montrait une grosse tache allongée sur les flancs de couleur rouge cerise. Dorsale, anale et ventrales également en grand partie rouge cerise."

Unter dem hier vorliegenden Lebendmaterial findet sich kein einziges Exemplar, das mit dieser Farbbeschreibung übereinstimmt. Vielmehr kann man deutlich drei Typen unterscheiden.

Farbtypus 1: Der Vorderkörper ist bis zur Linie Beginn der Dorsalen — Ansatz der Ventralen einheitlich sehr dunkel oliv, meistens sind dunkle, fast schwarze Umrandungen der Schuppen erkennbar, doch kann zeitweise auch die Gesamtfärbung eine nahezu schwarze sein. Es folgt dann ein heller, graubrauner Gürtel etwa in der Breite der ersten 10 Dorsalstrahlen, dieser Gürtel trägt rückenwärts einen leuchtendgelben Sattelfleck, der nach unten hin von einem blauweißen begleitet sein kann (selten!), sich unter und in der Dorsalen jedoch meistens in leuchtendem Rot fortsetzt. Bei Wohlbefinden, z. B. dann, wenn der Fisch einen ihm zusagenden Standort gefunden hat, überzieht das Dunkel des Vorderkörpers auch diese Zone, lediglich die roten, gelben und blauweißen Farbwerte bleiben leuchtend sichtbar. Die Verteilung der einzelnen Farben ist sehr veränderlich, bei manchen Stücken findet sich sogar im unteren Teil des Bauches Rot. Der Hinterkörper, ausgenommen Caudale, Anale und der Rest der Dorsalen, kann schwarz, aber auch grau oder hellolivbraun erscheinen, die Flossen sind immer schwarz,

[1]) Möglicherweise Bucht von Fizi

ohne irgendwelche Zeichnungen. Die Ausdehnung der Farbflecke kann in einzelnen Exemplaren bis zu den Bauchflossen sich erstrecken, bei anderen wieder nur auf ein kleines Feld in der Rückengegend beschränkt bleiben. Nach neueren Beobachtungen handelt es sich bei dieser Verschiedenheit mit Sicherheit zum Teil um Geschlechtsunterschiede. Bei den Männchen ist der Sattelfleck fast immer scharf dreieckig ausgeprägt mit viel Rot, während bei den Weibchen eine mehr oder minder unregelmäßig ausgebildete Binde mit keinem oder wenig Rot vorhanden ist.

Farbtypus 2: Der ganze Vorderkörper bis etwa zum Beginn der Analen ist hellolivgrau, von 4 bis 5 je nach Stimmung mehr oder minder deutlichen Querbinden durchzogen, der Hinterkörper ist meist schwarz, ebenso der hintere Teil der Dorsalen, die Anale und die Caudale. In der Körpermitte etwa werden die schwarzen Querbinden durch gelbe bzw. orangerote ganz oder teilweise unterbrochen. Dieser Farbtypus war auf etwa ein Dutzend Tiere von nur 4 bis 5 cm Länge beschränkt. Hier kann ein Übergangsstadium aus der eigentlichen Jugendfärbung vorliegen. Die mit schon etwa 15 mm Länge aus den sehr großen Eiern schlüpfenden Jungen sind stets auf lichtbraunem Grunde quergestreift (Marlier).

Farbtypus 3: Der gesamte Körper und alle Flossen sind dunkeloliv bis schwarz, lediglich die Spitzen der Dorsalstrahlen tragen ein zartes Orangerot. Diese Färbung war nicht, wie es zuerst schien, auf sehr große Exemplare beschränkt, sondern es waren auch recht kleine Stücke mit dieser Färbung vorhanden.

Zweifellos umfaßt Farbtypus 3 die von Boulenger als besondere Art *annectens* beschriebene Form, die sich von den übrigen Tieren der Farbtypen 1 und 2 allerdings auch durch den gestreckteren und robuster erscheinenden Körper unterscheidet. Die Zahlenwerte dagegen ergeben auch bei kritischer Analyse keine so überzeugenden Unterschiede, daß von einer anderen Art gesprochen werden könnte. Die kleinen Exemplare widerlegten die Meinung, daß es sich hier um eine Farbphase sehr alter Stücke handeln könnte.

Das besondere Problem der Lebendhaltung dieser Cichliden liegt in ihrer Ernährung. Es gelang hier bisher nicht, die nach den Mageninhaltsuntersuchungen wohl in hohem Grade aus Algenrasen bestehende Nahrung befriedigend zu ersetzen. Die Fische stürzen sich gierig auf *Tubifex* und Kleinkrebse, nehmen aber nur wenig auf. Algen und Pflanzenstoffe aller Art wurden verschmäht oder nur kostend in kleinen Mengen aufgenommen. Mit Algenrasen und Bewuchs sonstiger Art überzogene Steine und Holzstücke wurden dagegen gern abgeweidet. Die Steine zeigten hinterher ein typisches Muster wie von lauter Halbkreisen. Die eigenartig gestaltete, unterständige Mundöffnung würde einer solchen Ernährungsweise weitgehend entsprechen.

Poll und Marlier bezeichnen die Art als ausgesprochen felsbewohnend und gesellig (Marlier). Nach Gefangenschaftsbeobachtungen möchte ich annehmen, daß alte Tiere Einzelbewohner von Felsspalten sind, die ein nicht unerhebliches Revier beanspruchen. In Aquarien von 40×70 cm Grundfläche duldete der Revierinhaber kein weiteres Stück, alle anderen Exemplare wurden völlig zerbissen. In Becken von 60×200 cm Grundfläche wurden etwa drei Reviere abgegrenzt, ein Schwarm weiterer Insassen wurde zwar von Revier zu Revier gejagt, aber die Tiere blieben unverletzt. Einzelne Stücke, besonders die Revierinhaber, pflegten in der üblichen Cichlidenweise Sand mundweise von ihren Standorten fortzutragen und so Gruben herzustellen, in denen sie standen.

Irgendwelche Paarungsspiele konnten zunächst nicht beobachtet werden, ausgenommen eine gelegentliche Aufstellung eines Tieres vor einem anderen, wobei im schönsten Farbenkleid mit dem Schwanz stark vibrierende Bewegungen ausgeführt

wurden. Um so größer war deshalb mein Erstaunen, als mir der Zierfischzüchter Herr U. Petersen mitteilte, daß beim Umsetzen einiger Tiere ein Stück mit auffällig geschwollener Kiemenpartie plötzlich 5 sehr große Eier ausspie. Eines der Eier konnte ich messen. Es hat eine schwach längliche Form und einen größten Durchmesser von 7 mm. Es ist von schmutzig ockergelber Färbung.

Mir war schon vorher bei Durchsicht des Materials auf Geschlechtsunterschiede hin aufgefallen, daß die weiblichen Tiere sehr große unentwickelte Eier[1]) enthielten.

Wenig später konnte durch den gleichen Beobachter, Herrn U. Petersen, dem ich für die uneigennützige Überlassung seiner Angaben herzlichst danke, der Laichvorgang in allen Einzelheiten mehrfach genau verfolgt werden. Zunächst beginnt ein männliches Tier einen Stein in der bei Cichliden allgemein üblichen Weise zu putzen. Hierbei schmiegt es sich von Zeit zu Zeit in eigentümlicher Weise seitlich an den Stein. Das laichwillige Weibchen wird sodann in die Nähe des Steines getrieben. Hier legen sich nun die Partner abwechselnd seitlich auf den Stein, während das jeweils aufrecht stehende Tier die Aftergegend des liegenden Tieres mit der Schnauze betupft. Dieses vorbereitende Spiel kann sich über mehrere Stunden ausdehnen, bis dann plötzlich das Weibchen die, wie schon beschrieben, fast erbsengroßen Eier einzeln ausstößt und sofort ins Maul aufnimmt. Einwandfrei ist das weibliche Tier das brutpflegende. Die Zahl der Eier betrug niemals mehr als 5 bis 7 Stück. Die Jungen wurden nach fast 4 Wochen zum ersten Male schwimmend beobachtet. Sie hatten dann eine Größe von etwa 15 mm.

2. *Tropheus duboisi* Marlier (Abb. 2)

Von dieser von Marlier neu beschriebenen Art lagen hier neben einem konservierten Material von etwa 50 Stück gleichzeitig 30 Exemplare lebend vor. Diese Form war bisher offensichtlich übersehen worden bzw. mit *Tr. moorei* vereinigt. Die Beobachtung lebender Stücke beider Arten zeigt nun auch im Verhalten gewisse Unterschiede. So konnte niemals ein Kampf um Reviere festgestellt werden, wie ihn *Tr. moorei* von gleicher Größe rücksichtslos führen. Diese Form liebt eine gewisse Geselligkeit, die Fische sind verträglicher. Sie stehen meist ruhig in verschiedenen Wasserhöhen im Aquarium, meist in der Nähe von Pflanzen. Alle Stücke zeigten zunächst auf samtschwarzem Grunde mehrere Reihen schneeweißer Punkte.

Mit etwa 6 cm Länge tritt bei ihnen die Geschlechtsreife ein, die beim männlichen Tier durch eine Farbmetamorphose angezeigt wird. Es verschwinden dann die Reihen weißer Punkte, während sich gleichzeitig ein gelbes Querband ausbildet. Die Weibchen behalten das Jugendkleid länger. Bei beiden Geschlechtern wurde vorher ein Querband stets in Fällen der Erregung sichtbar, z. B. bei starker Beleuchtung während der Aufnahmen. Der auch hier vom gleichen Beobachter festgehaltene Laichvorgang gleicht in allen Einzelheiten demjenigen der vorhergehenden Art. Auch hier haben wir wieder extrem große Eier in der gleichen geringen Zahl und relativ große beim Schlüpfen schon fertig entwickelte Jungfische. Trotz guter Nahrungsaufnahme ist das Wachstum der Jungen nur gering. Als Nahrung wurden Daphnien, Copepoden und *Tubifex* gut angenommen.

[1]) Die Eier quellen nach der Ablage noch etwa auf die doppelte Größe auf.

Abb. 2. *Tropheus duboisi* Marlier. ½ nat. Größe. (Aufn. W. Hoppe.)

Abb. 3. *Lamprologus leleupi* Poll. ½ nat. Größe. (Aufn. W. Hoppe.)

3. *Lamprologus leleupi* Poll (Abb. 3)

Auch von dieser sehr farbenprächtigen Art standen mir etwa 60 Stück zur Beobachtung zur Verfügung. Im Leben ist diese Art durch ein einheitlich leuchtendgelbes, im Farbton etwa zwischen zitronengelb und apfelsinenfarben stehendes Farbkleid ausgezeichnet. Irgendwelche Zeichnungen oder Muster fehlen, nur die Augeniris bildet mit ihrem in der Erregung hellen Blau einen auffallenden Kontrast.

Die Fische sind im Gegensatz zu *Tropheus* sehr ruhig, sie lieben die Bodennähe, ihr Verhalten erinnert stark an unseren Flußbarsch oder Zander. Auch in größerer Zahl bleiben sie untereinander verträglich. In ihrem Aquarium wurden ihnen durch fugenreiche Gesteinsaufbauten Versteckmöglichkeiten geschaffen, von denen sie aber nur wenig Gebrauch machten. Ein Vertreiben anderer als Zeichen einer Revierein nahme konnte nicht beobachtet werden. Diese Art schritt in der Gefangenschaft zur Fortpflanzung. Zwei Tiere sonderten sich von den übrigen ab und bezogen einen Blumentopf, der nach Entfernung des Bodens umgekehrt aufgestellt war. Der Laichvorgang als solcher wurde nicht beobachtet. Der Laich befand sich ringförmig innerhalb des Topfes und wurde von einem Tier bewacht. Das Geschlecht des bewachenden Tieres wurde nicht festgestellt. Nach weiteren Beobachtungen scheint die Kopfform bei den Geschlechtern Unterschiede aufzuweisen. Die Jungfische wurden im Topf am Grunde gesammelt, nachdem der Kiesbelag an dieser Stelle vom pflegenden Tier entfernt worden war. In der Ernährung wichen Alt- und Jungtiere nicht von anderen Cichliden ab.

4. *Lamprologus compressiceps* Blgr.

Dieser in Habitus und im Benehmen an einen Polycentriden erinnernde Fisch bereitete zunächst gewisse Haltungsschwierigkeiten. Die Fische hingen ziemlich teilnahmslos in den Ecken oder zwischen Steinen, fraßen zwar alle Art Lebendfutter, doch blieb ihr Aussehen ein schmutziges Graubraun mit blaßroten Brustflossen. Dieses Benehmen änderte sich schlagartig, als ihnen andere Fische, und zwar *Lamprologus duboisi* Marlier, beigesellt wurden. Sofort schlossen sich die *L. compressiceps* dieser Art an, schwammen mit diesen gemeinsam und zeigten plötzlich ein ganz anderes Aussehen. Die Brustflossen färbten sich intensiv orange, während der Körper ein sehr dunkles Graubraun annahm, das nach der Dorsalen hin in ein tiefes Oliv überging. Irgendwelche auf Zuchtmöglichkeiten hinweisende Beobachtungen wurden vorläufig nicht gemacht.

Die hier mitgeteilten, nur erst skizzenhaften Angaben über diese überaus interessanten Fische, die wohl systematisch weitgehend bearbeitet, in ihrer Ökologie dagegen noch nahezu unbekannt sind, mögen als ein erster Hinweis gewertet werden, daß durch eine exakte Lebendbeobachtung an einem genügend großen Material durchaus die Möglichkeit gegeben zu sein scheint, dem Gesamtfragenkomplex um diese Fische doch um einiges näher zu kommen. Die durch Marlier und hier jetzt aufgezeigten Probleme um die Variation des Farbkleides in der Art *Tropheus moorei* dürften sich nur auf genetischer Grundlage an Hand von Gefangenschaftszuchten wirklich klären lassen. Solange derartige Untersuchungen noch nicht vorliegen, kann auch Marliers Meinung trotz aller Wahrscheinlichkeit nur als eine Hypothese gewertet werden.

Literatur

Boulenger, G. A., 1915: Fresh-Water Fishes of Africa. III.
Trewawes, E., 1947: Speciation in Cichlid Fishes of East African lakes. Nature.
Poll, M., 1956: Poissons Cichlidae. Explor. Hydrobiol. du lac Tanganika, III, 5B.
— 1957: Les Genres des Poissons d'eau douce de l'Afrique. An. Musee Royal Congo Belge, Tervuren. Zool. **54**.
Marlier, G., 1956: Existence de races isolées de Poissons dans le lac Tanganika. Folia Scientifica Africae Centralis, II, 2.
— 1959: Observations sur la biologie littorale du lac Tanganika. Rev. Zool. Bot. Africaines, **LIX**, 1/2.

Dr. Werner Ladiges
Zoologisches Staatsinstitut
und Zoologisches Museum
Hamburg 13, Bornplatz 5

Eva-Maria Bursche

Aus der Hydrobiologischen Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft, Plön
und dem Institut für Fischereiwesen der Humboldt-Universität, Berlin

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN DETRITUSGEHALT IN SEEN UND FLÜSSEN

Je mehr das Produktionsproblem an Bedeutung gewinnt, um so mehr rückt die „Detritusfrage" in den Vordergrund des Interesses. Bis heute bietet jedoch die quantitative Abtrennung des Detritus vom Plankton bei der Untersuchung der Schwebstoffe des Wassers große Schwierigkeiten. Keine der bisher üblichen Methoden der Limnologie und Meeresforschung ermöglichen zur Zeit ein mengenmäßiges Erfassen der unbelebten Teilchen.

Die Sedimentier- und Zentrifugenmethode schließen die gesamte im Wasser schwebende Materie mit ein. Die Eiweiß- und Chlorophyllbestimmungen basieren auf der aus dem Wasser absiebbaren Substanzmenge. Bei der Eiweißbestimmung wird sowohl das Eiweiß des Phytoplanktons als auch das des Zooplanktons erfaßt, während der Detritus nicht getrennt meßbar in Erscheinung tritt. Der Chlorophyllgehalt im Wasser wird als Maß für die darin enthaltenen Phytoplanktonmengen angesehen. Zwar hat Gillbricht (1952) gezeigt, daß ein Teil des Chlorophylls im Detritus nachweisbar ist, doch bedeutet das nicht, daß dieser Chlorophyllwert ein Maß für die vorhandene Detritusmenge darstellt. Eine quantitative Bestimmung des Detritus ist also auf diese Weise nicht möglich, weil die Sestonkomponenten methodisch nicht voneinander zu trennen sind bzw. nicht einzeln bestimmt werden können. Selbst bei gleichzeitiger Bestimmung von Seston, organischer Substanz, Eiweiß und Chlorophyll läßt sich die Detrituskomponente nur rechnerisch ungefähr ermitteln.

Ist nur die Alge als solche Gegenstand der Untersuchung, spielt der Detritus keine Rolle. Ja, sogar wenn die Beziehungen zwischen Algen und Umwelt untersucht werden sollen, ist er ohne Interesse. Es sei denn, der Detritus liegt in solchen Mengen vor, daß die quantitative Bearbeitung des Planktons im „Umgekehrten Mikroskop nach Utermöhl" durch Überlagerung mit Detritus erschwert wird, was vornehmlich beim Flußplankton vorkommen kann. In diesem Falle sind die Detritusmengen teilweise so groß, daß der Wert der Zählmethode in Frage gestellt wird. Bei starker Detritusüberlagerung kann nur mit geringen Probenmengen gearbeitet werden. Darin ist dann nur wenig Detritus vorhanden. Es liegt aber auch nur eine geringe Anzahl von Algen vor. Entweder muß man also auf Grund kleiner Individuenzahlen mit einem großen Zählfehler vorliebnehmen, oder aber eine Reihe von Zählkammern, gefüllt mit dem Wasser der einen zu untersuchenden Probe, bearbeiten, was einen unverhältnismäßig großen Zeitaufwand erfordert.

Über den produktionsbiologischen Wert des Detritus besteht kein Zweifel. Nahrungsuntersuchungen haben immer wieder den Beweis geliefert, daß ein großer Teil der Fischnährtiere Detritusfresser ist. Rehbronn (1937) hat z. B. in sehr eindrucksvoller Weise mit Fütterungsversuchen den unterschiedlichen Nährwert verschiedener Detritusarten darlegen können.

Die Frage, welche Bedeutung dem im Wasser suspendierten Detritusanteil als Sestonkomponente zukommt, gilt es noch eingehend zu untersuchen. Die vorliegende Arbeit soll nur einen orientierenden Beitrag zu diesem Problem liefern.

Um Aufschluß über die im Wasser vorhandenen Detritusmengen zu erlangen, sind verschiedene Wege eingeschlagen worden.

Järnefelt (1940) hat eine fraktionierte Arbeitsweise zur quantitativen Erfassung des Triptons vorgeschlagen. Doch sind meines Wissens bisher keine mit dieser Methode erzielten Ergebnisse bekanntgegeben worden. In der zuvor genannten Arbeit wird insbesondere die Qualität des Triptons behandelt und nachdrücklich auf seine Bedeutung hingewiesen.

Krey (1953) dagegen hat versucht, aus den Werten von Seston-, Eiweiß-, Phytoplankton- und Zooplanktonbestimmungen den Detritusgehalt größenordnungsmäßig anzugeben. Auf Grund seiner Untersuchungen konnte er u. a. zeigen, daß das englische Küstenwasser detritusreicher ist als das Kanalwasser.

Gillbricht (1952) befaßte sich mit dem Detritus im Zusammenhang mit Chlorophyllbestimmungen des Phytoplanktons. Es hatte sich herausgestellt, daß die Chlorophyllwerte nicht mit den Phytoplanktonberechnungen in Übereinstimmung zu bringen waren. Die Chlorophyllwerte lagen beträchtlich höher, als sie dem Phytoplanktonvolumen nach berechnet worden waren, so daß eine nicht unerhebliche Menge Chlorophyll als an den Detritus gebunden angenommen wird.

Untersuchungen im Mündungsgebiet von Elbe und Weser (Bursche, Kühl und Mann 1958) ließen erkennen, daß der Detritusgehalt in diesem Gebiet alle anderen Sestonkomponenten bei weitem übertrifft. Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt und Phytoplankton konnten nicht festgestellt werden. Über den Detritusanteil gab die Kombination von Seston-, Eiweißbestimmung und die Bestimmung der organischen Substanz sowie die im folgenden noch zu beschreibende mikroskopische Meßmethode Aufschluß.

Im Zusammenhang mit Unterwasserlichtmessungen in Binnenseen wurde ich selbst veranlaßt, mich näher mit dem Detritusproblem zu befassen (Bursche 1955). Es galt, die Beziehung zwischen dem Sestongehalt des Wassers und seiner Lichtdurchlässigkeit zu untersuchen. Das setzte voraus, daß die Sestonmenge zur Zeit der Lichtmessung bekannt war. Folglich wurden Schöpfplanktonproben an den Untersuchungsstellen, an denen die Lichtmessungen durchgeführt worden sind, entnommen und das Phytoplankton in der Planktonkammer mit dem umgekehrten Mikroskop ausgezählt. Weil die Individuenzahl auf Grund der unterschiedlichen Größe der Phytoplankter in kein Verhältnis zur Lichtdurchlässigkeit des Wassers zu bringen ist, mußte die Oberfläche der Algen berechnet werden. Das setzte wiederum

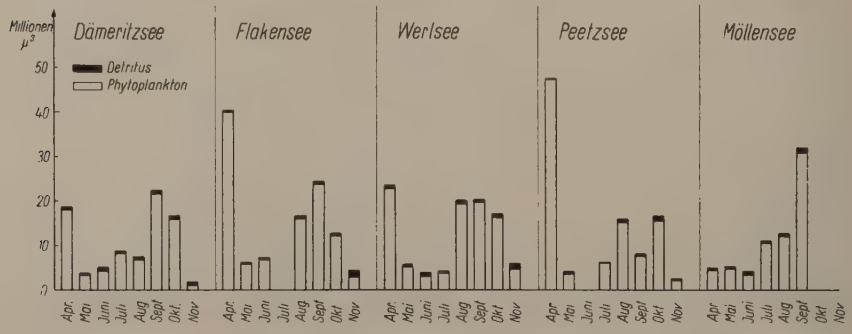


Abb. 1. Sestonvolumen in 1 cm³.

die Ermittlung von mittleren Körpermaßen voraus. Es fragte sich aber immer noch, wie hoch der Anteil des Detritus zu veranschlagen war, der seiner Kleinheit und der damit verbundenen großen Oberfläche wegen das Lichtklima in einem Gewässer mutmaßlich stark beeinflussen muß.

Um wenigstens Anhaltspunkte für die Größenordnung, mit der der Detritus zu bemessen war, zu gewinnen, wurde folgendermaßen verfahren: Mit Hilfe des Okularmikrometers ist zunächst versucht worden, eine Strecke von 1 μ Länge abschätzen zu lernen. Dann ist der Detritus von 10 bis 20 Gesichtsfeldern des Planktonkammerbodens ausgemessen worden. Dabei bestand die größte Schwierigkeit in der Abschätzung der Höhe eines Detrituskornes oder -häufchens, während Länge und Breite sich ohne weiteres abmessen ließen. Berechnet wurde grob als Quader.

Rechnet man die damals so für das Phytoplankton und den Detritus gewonnenen Oberflächenwerte auf das Volumen um, dann erhält man die in Abb. 1 aufgetragenen Ergebnisse.

Die Seen, aus denen die Wasserproben stammen, liegen in der Umgebung von Berlin. Dämeritz- und Flakensee sind normal eutrophe Seen, Werl-, Peetz- und Möllensee dagegen gehören zu den von Wundsch (1940) als H_2S-Oscillatorien-Seen bezeichneten Gewässern, also zu einem Subtypus der eutrophen Seen.

Die hauptsächlichsten morphometrischen Daten sind aus der folgenden Zusammenstellung zu entnehmen:

	Maximaltiefe in m	Durchschnittstiefe in m	Oberfläche in ha
Dämeritzsee	4,65	2,56	112,60
Flakensee	8,5	4,22	75,48
Werlsee	15,5	—	71,70
Peetzsee	25,0	—	68,00
Möllensee	7,3	—	75,50
Müggelsee	8,6	4,85	766,70

(Die Zahlen sind den Seen-Monographien von Schweng, Schmeidler und Vorkastner entnommen.)

Da die Lichtmessungen nur bei möglichst windstillem Wetter durchgeführt werden konnten, dürfte eine extreme Aufwirbelung von Bodendetritus zu Zeiten der Probenentnahme ausgeschlossen sein und die mengenmäßigen Unterschiede in den einzelnen Monaten dem jahreszeitlichen Zustand der Seen entsprechen.

Wie aus Abb. 2 hervorgeht, liegt der Anteil des Detritus (die Proben stammen aus 1 m Tiefe) im Durchschnitt unter 10 % des Sestons (Tiere sind allerdings nicht mit berücksichtigt). Die gleichen Ergebnisse wurden bei ähnlich gearteten Untersuchungen des Müggelseewassers erzielt. Der vereinzelt festgestellte, verhältnismäßig hohe Prozentsatz an Detritus ist vielfach durch eine geringe Planktonentwicklung bedingt; zum Teil ist er jedoch auf Absterbevorgänge des Planktons zurückzuführen.

Daß aber ein direkter Zusammenhang zwischen Plankton- und Detritusmenge nicht besteht, geht aus Abb. 3 hervor. Auffällig ist allerdings auch hier wieder, daß dem Planktonminimum vom Mai und Juni ein verhältnismäßig starkes Detritusvorkommen gegenübersteht, und daß ferner bei Abnahme der Phytoplanktonmengen in den Monaten September bis November die Detritusmengen zunehmen.

Um feststellen zu können, ob sich die Detritusmengen zur Zeit der Vollzirkulation durch die Wasserumschichtung erhöhen, ist in Abb. 4 der jeweilige Sauerstoffgehalt

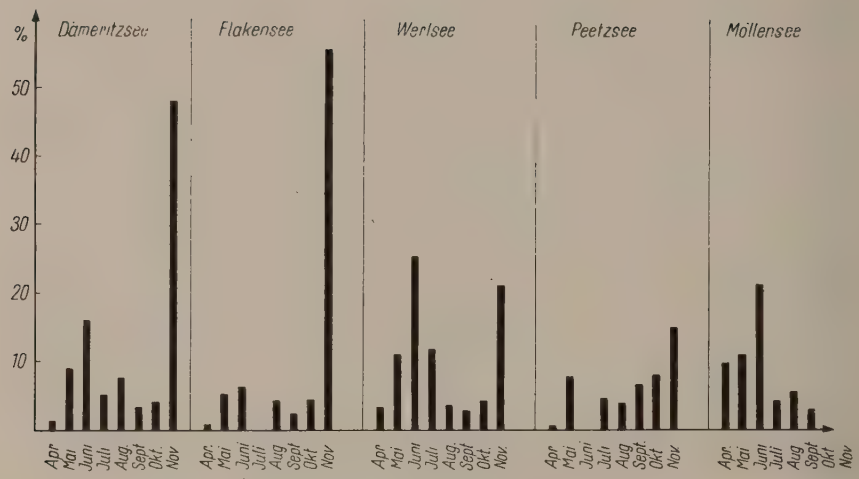


Abb. 2. Prozentualer Anteil des Detritus am Sestonvolumen.

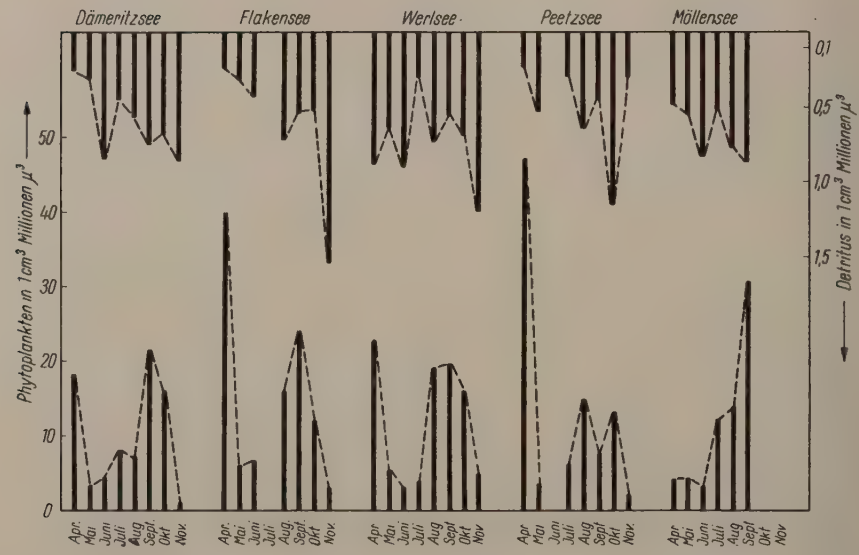


Abb. 3. Gegenüberstellung von Phytoplankton- und Detritusvolumen.

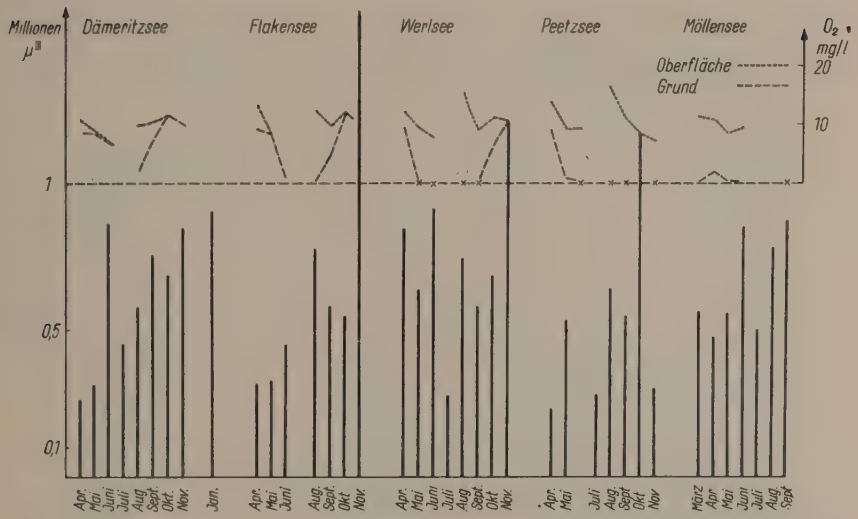


Abb. 4. Sauerstoffgehalt von der Oberfläche und vom Grund der Seen und Detritusvolumen in 1 cm³.

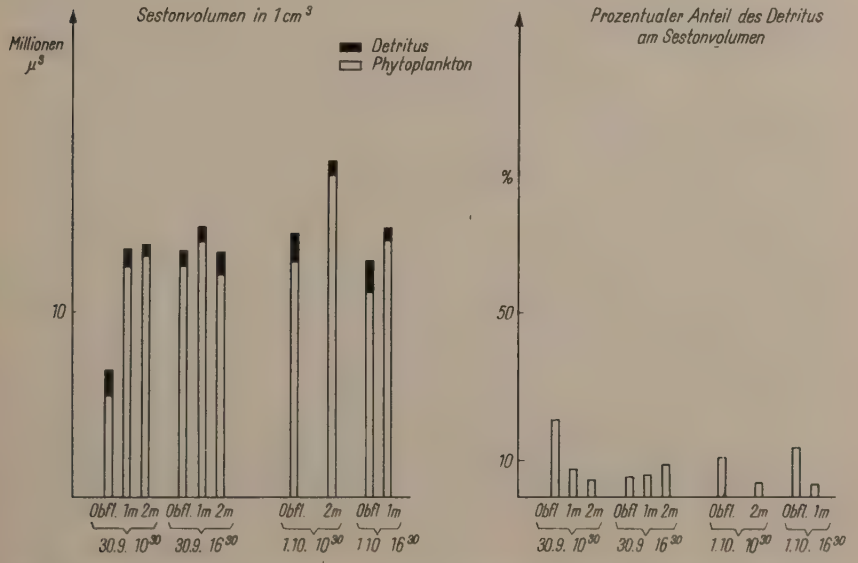


Abb. 5. Sestonvolumen und prozentualer Anteil des Detritus am Sestonvolumen vom Müggelsee.

des Wassers von der Oberfläche und vom Grund mit eingetragen worden. Wie aus der Gegenüberstellung der Werte zu entnehmen ist, scheint die Vollzirkulation in der 1-m-Oberflächenschicht keinen direkten Einfluß auf den Detritusgehalt des Freiwassers auszuüben. Die Detritusmengen wechseln auch innerhalb der Stagnationsperiode beträchtlich.

Die Untersuchungsergebnisse vom Müggelsee zeigen, daß die Schwankungen im Detritusgehalt nicht jahreszeitlich bedingt sein müssen. Wasserproben sind an zwei aufeinanderfolgenden Tagen sowohl vormittags als auch nachmittags bei verhältnismäßig ruhigem Wetter aus verschiedenen Tiefen entnommen worden. Nicht nur, daß der Detritusgehalt in den unterschiedlichen Wassertiefen verschieden groß ist, er wechselt mengenmäßig sogar innerhalb des Tages sichtbar (Abb. 5).

Ganz eindeutig lassen jedoch alle Untersuchungsergebnisse erkennen, daß der Detritusgehalt des Freiwassers zur Zeit einer durchschnittlichen, und ganz besonders zu Zeiten maximaler Planktonentwicklung gegenüber dem Planktonvolumen völlig zurücktritt. Von 46 Wasserproben weisen 19 einen Detritusgehalt von weniger als 5 % auf (ohne Berücksichtigung der Tiere), 14 einen Detritusanteil von weniger als 10 %. In 7 Proben liegt der Anteil des Detritusvolumens über 10 % und in 6 Proben über 15 %. Die Wasserproben, in denen der Detritusgehalt mehr als 15 % vom Sestonvolumen beträgt, stammen aus den Monaten Juni und November bzw. beim Müggelsee von der Oberfläche. Ende Mai—Anfang Juni ist bekanntlich die Jahreszeit des sommerlichen Planktonminimums und der November der Monat des Absterbens der Plankter, so daß hier ein Zusammenhang gesehen werden könnte.

Spielte in den untersuchten Seen die Turbulenz in bezug auf den Detritusgehalt des Freiwassers eine entscheidende Rolle, müßte einerseits eine Abhängigkeit von der jahreszeitlichen Schichtung erwartet werden und zum anderen eine Beziehung zur Tiefe des Gewässers bestehen. Im Falle der hier angeführten Seen sollte danach der Dämeritzsee als weitaus flachster See, in dem sich keine Schichtung ausbilden kann, der von Wind und Wellen leicht bis zum Grund aufgewühlt wird, der detritusreichste sein. Errechnet man jedoch aus den Detritusmengen den Durchschnitt, so ist der Werlsee am detritusreichsten; der See also, dessen Maximaltiefe 15,5 m beträgt und in dem sich die Schichtung schon ab April auszubilden beginnt. Der Möllensee kann nicht in den Vergleich einbezogen werden, weil die Werte von den Monaten Oktober und November fehlen.

Auf eins muß hier allerdings nachdrücklich hingewiesen werden: Der zuvor als Detritus bezeichnete Sestonanteil betrifft nur die ungeformten organischen oder anorganischen Schwebstoffe, also nicht das abgestorbene, noch als solches erkennbare Phytoplankton. Bei den damaligen Untersuchungen sind die abgestorbenen Plankter nicht gesondert gezählt, sondern dem Phytoplankton zugerechnet worden, weil nur die lichtabsorbierende Eigenschaft des Phytoplanktons interessierte. Wie später vorgenommene Planktonzählungen, bei denen lebende und tote Algen getrennt gezählt worden sind, gezeigt haben, beträgt der Anteil der toten Formen am Gesamtphytoplankton (abgestorbene und lebende Algen) etwa 3 %. Leere Diatomeenschalen oder solche Algen, deren Chromatophoren sichtbar in Auflösung begriffen waren, galten als abgestorben. Je nach der Jahreszeit und der Zusammensetzung der Phytoplanktongesellschaft der zuvor angeführten Seen wird der Anteil der toten Organismen geringer oder größer sein (der Prozentsatz der toten Phytoplankter wird in erster Linie durch die abgestorbenen Diatomeen bedingt): Im Hinblick auf die Detritusmenge, der der Volumenanteil der toten Phytoplankter zuzurechnen wäre, ändert sich jedoch größenordnungsmäßig nichts. Eine Bearbeitung von 6 Proben aus dem Werlsee vom 20. Juni 1957 zeigt Schwankungen des Prozentsatzes der ab-

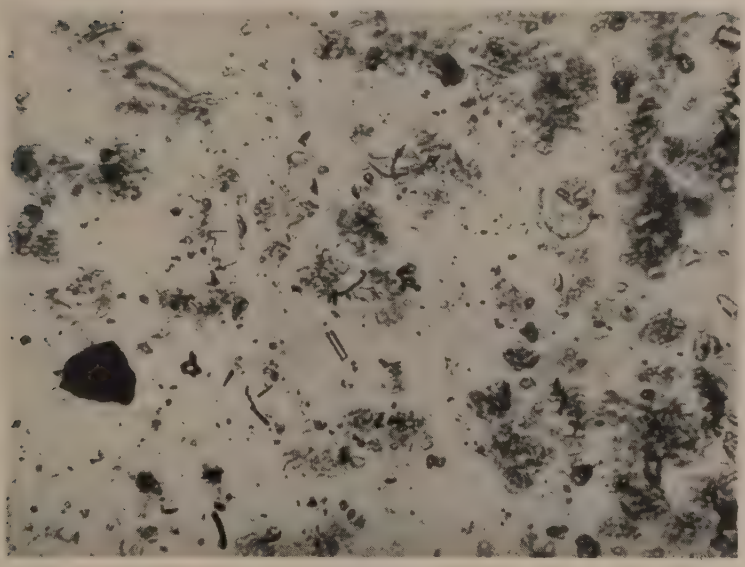


Abb. 6a.

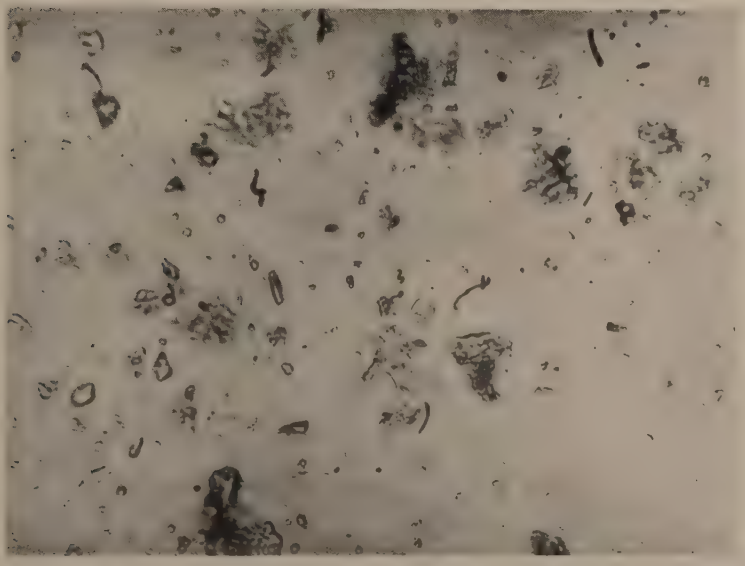


Abb. 6b.

Abb. 6. Sestonbilder aus der Elbe bei Cuxhaven. Proben zu verschiedenen Tageszeiten entnommen.

gestorbenen Algen zwischen 1,7 und 5,4 %. Es dürfte deshalb auch in den Juniproben der Gehalt der toten Plankter für die Höhe des Detritusgehaltes nicht ausschlaggebend sein.

Der Anteil des Detritus am Seston (zunächst ohne Berücksichtigung der toten Phytoplankter betrachtet und allgemein ohne Berücksichtigung der Tiere) kann im Mündungsgebiet von Tidenflüssen ganz bedeutend größer sein, als zuvor für eutrophe Flachlandseen angegeben. So ist in der gleichen Weise, wie schon beschrieben, der Detritusgehalt einiger Wasserproben aus der Elbe- und Wesermündung im Jahre 1956 ermittelt worden. Während in den angeführten Seen der Detritusgehalt im November zwischen 860000 und 1650000 μ^3 in 1 cm^3 schwankte, lag er in der Elbe zwischen Blankenese und Feuerschiff Elbe 2 in der gleichen Jahreszeit bei 29453000 bis 124500000 μ^3. Im Mai betrug der Detritusgehalt in den Binnenseen etwa 500000 μ^3 in 1 cm^3, in der Wesermündung dagegen 8000000 bis 60000000 μ^3 und in der Elbemündung 10000000 und 23000000 μ^3 in 1 cm^3. Allerdings mögen bei den Flußmündungsproben Bakterien mit in die Detritusmessung einbezogen worden sein, was jedoch auch beim Seendetritus nicht ausgeschlossen ist. Mikroskopisch ist es nicht möglich, die Bestandteile immer mit Sicherheit voneinander zu trennen. Krey (1956) führt sogar die hohen Eiweißwerte in der Elbemündung auf die Bakterien, „die den Detritus als Pseudoplankter begleiten", zurück. Die Abb. 6a und b vermitteln ein Bild von der Beschaffenheit des Detritus in der Elbe bei Cuxhaven am 18. September 1956.

Gillbricht (1952) gibt für den prozentualen Anteil des Planktons am Seston für die Kieler Bucht folgende Werte an:

	%		%
Juni 1949.....	1,1	Januar 1950	0,43
August 1949	12,8	März 1950	24,9
Oktober 1949	19,1	Juni 1950.....	(11,4)

Aus diesen Zahlen wird deutlich ersichtlich, daß der Detritusanteil den des Planktons bei weitem übertrifft.

Während in den Seen der Anteil des Detritus im Verhältnis zum Volumen des lebenden Planktons nur einen kleinen Teil ausmachte, ist in den Flußmündungen das Umgekehrte der Fall. Im Mündungsgebiet der Elbe z. B. betrug das Phytoplanktonvolumen im November nicht einmal 1 % vom Sestonvolumen.

Im Mai, zur Zeit stärkerer Planktonentfaltung, spielte allerdings das Phytoplankton eine größere Rolle. Aber selbst an im Meer gelegenen Stationen, den detritusärmsten der Untersuchungsstationen, ist der Anteil des Detritus noch größer gewesen als der des lebenden Planktons. Der Anteil des lebenden Phytoplanktons am Seston lag bei den Untersuchungsstationen der Elbe zwischen 7,4 und 36 % und in der Weser zwischen 0,1 und 3,3 %.

Schräder (1941) hatte festgestellt, daß der Detritusanteil in der Weser wiederholt 99 % des Absetzvolumens ausmachte.

Da der Anteil der toten Phytoplankter in Mündungsgebieten von Gezeitenströmen bekanntlich sehr hoch ist, wäre zu erwarten, daß sich bei Einbeziehung der abgestorbenen Phytoplankter in die Volumenberechnung das prozentuale Verhältnis von Phytoplankton zu Seston wesentlich verschiebt. Das ist jedoch nicht der Fall. Obwohl das Volumen der toten Algen das der lebenden oftmals übertrifft, ist es im Verhältnis zum Detritusvolumen so gering, daß ein Einfluß auf den Detritusanteil nicht deutlich wird.

Tabelle 1

Ort der Probeentnahme	Datum	Prozentsatz des Volumens der lebenden Phytoplankter am Sestonvolumen (Detritus + lebende Algen)	Prozentsatz des Volumens der lebenden Phytoplankter am Sestonvolumen (Detritus + lebende + tote Algen)
Blankenese	16. 11. 1956	0,12	0,12
Blankenese	17. 11. 1956	0,39	0,31
Glückstadt	17. 11. 1956	0,4	0,4
Otterndorf	16. 11. 1956	0,34	0,33
Feuerschiff E 2	18. 11. 1956	0,61	0,61
Glückstadt	11. 5. 1956	12,4	11,8
Feuerschiff E 3	17. 5. 1956	8,1	7,4
Vogelsandtonne	12. 5. 1956	37,3	36,1
Weser-Feuerschiff	13. 5. 1956	3,1	3,1
Imsum	13. 5. 1956	1,1	1,1
Blexen	13. 5. 1956	0,76	0,72
Brake	14. 5. 1956	0,6	0,6
Vegesack	15. 5. 1956	3,0	2,8
Nordenham	15. 5. 1956	0,1	0,1
Weser-Feuerschiff	17. 5. 1956	3,4	3,3

Wie aus Tabelle 1 hervorgeht, beeinträchtigen die abgestorbenen Phytoplankter das Verhältnis von lebenden Algen zum Seston nicht oder doch nur unwesentlich. Das ist auf die Menge der nicht geformten Schwebstoffe zurückzuführen, die die des lebenden Materials bei weitem übertrifft. Im Süßwasser dagegen macht sich die Menge des toten Algenmaterials deshalb nicht wesentlich bemerkbar in der Berechnung des prozentualen Verhältnisses von lebendem Phytoplankton und Detritus, weil die abgestorbenen Algen nur einen kleinen Teil des suspendierten Materials ausmachen.

Wenn auch die Methodik dieser quantitativen Erfassung des Sestons große Unsicherheiten in sich birgt, so darf zwar der angegebene Zahlenwert nicht als absolut betrachtet werden, aber doch größenordnungsmäßig als Orientierungswert gelten. Hierzu muß noch bemerkt werden, daß die Volumenwerte der Plankter aus Elbe und Weser den von LOHMANN (1908) angegebenen nicht entsprechen. Die Volumina sind aus den mittleren Größenmaßen der einzelnen Planktonarten entweder als ähnliche mathematische Körper (Kugel, Zylinder usw.) oder nach Plastilinmodellen (RUTTNER 1952) mit Hilfe eines Faktors (BURSCHE, KÜHL und MANN 1959) und der mittleren Länge der betreffenden Art berechnet worden. Dabei sind nicht — wie bei LOHMANNS Voluminaberechnungen geschehen — Vakuolen abgeschätzt und vom Volumen abgezogen worden. Es liegen demnach die hier angegebenen Werte höher, als sie sich mit den von LOHMANN ermittelten Volumen errechnen würden, zumal es sich vornehmlich um Diatomeen handelt, für die LOHMANN zum Teil geringere Werte angegeben hat. Die Frage, wieweit ein derartiges Vorgehen gutzuheißen ist oder nicht, soll hier nicht erörtert werden. Von Bedeutung ist diese Frage dort, wo es sich um einen Vergleich von Planktonmengen mit Eiweiß- oder Chlorophyll-Untersuchungsergebnissen handelt.

An dieser Stelle seien aber nur die Menge des lebenden und abgestorbenen Phytoplanktons sowie der Detritus betrachtet.

Aus den Untersuchungsergebnissen geht hervor, daß in Seen, wie den vorstehen beschriebenen, dem in Schwebe befindlichen Detritus zur Zeit reicher Planktonentwicklung keine ausschlaggebende produktionsbiologische Bedeutung zukommt. Zur Zeit der Abnahme des Planktongehaltes im Herbst und während des frühsommerlichen Planktonminimums gewinnt auch in den stehenden oder langsam fließenden Gewässern der Detritus an Bedeutung. Ganz anders liegen dagegen die Verhältnisse im Mündungsgebiet eines Gezeitenflusses, wo selbst bei günstigen Planktonverhältnissen der Detritusgehalt noch so groß ist, daß das Phytoplankton demgegenüber weitgehend zurücktritt. Aber nicht nur in diesem hydrographisch und hydrobiologisch extremen Gebiet herrscht der Detritus in derart auffälliger Weise vor. Auch die auf S. 446 angeführten Zahlen von Gillbricht zeigen, daß in der Kieler Bucht die Menge des Detritus gegenüber der des lebenden Planktons bei weitem überwiegt. Krey (1952) gibt für den Öresund und den Kleinen Belt geschätzte Detritusmengen an, die zum Teil auch einen sehr hohen Anteil des Detritus am Gesamtseston erkennen lassen, so daß ebenfalls die Bedeutung des Detritus am Schwebstoffgehalt des Meerwassers klar ersichtlich wird.

Literatur

Bursche, E.-M., 1955: Beitrag zur Frage des „Krautschwundes" in H_2S-Oscillatorienseen. Zschr. f. Fischerei u. d. Hilfswiss. **4**, N.F., 1/2.

Kühl, H., u. Mann, H., 1958: Hydrochemische Faktoren und Phytoplankton während einer Tide in der Elbmündung bei Cuxhaven. Gewässer und Abwässer, H. 20.

— 1958: Hydrochemie und Phytoplankton in der Unterelbe. Veröff. Inst. f. Meeresforsch. i. Bremerhaven **5**.

— 1959: Beziehungen zwischen dem Chemismus und der Phytoplanktonentwicklung auf der unteren Weser. Int. Rev. H. 2.

Gillbricht, M., 1952: Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht. I. Die zeitliche und räumliche Verteilung des Planktons und die quantitativen Beziehungen zwischen Plankton-, Chlorophyll- und Sestonbestimmungen. Kieler Meeresforsch. 8, 2.

Järnefelt, H., 1940: Ein kleiner Beitrag zur Triptonfrage. Arch. f. Hydrobiol. **36**, 2.

Krey, J., 1952: Untersuchungen zum Sestongehalt des Meerwassers. I. Der Sestongehalt in der westlichen Ostsee und unter Helgoland. Ber. d. DWK f. Meeresforsch., N.F. **12**, 4.

— 1953: Plankton- und Sestonuntersuchungen in der südwestlichen Nordsee auf der Fahrt der „Gauß", Februar—März 1952. Ber. d. DWK f. Meeresforsch. **13**, 2.

— 1956: Die Trophie küstennaher Meeresgebiete. Kieler Meeresforsch. **12**.

Lohmann, H., 1908: Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, N.F. **10**.

Rehbronn, E., 1937: Beiträge zur Fischereibiologie märkischer Seen. II. Das natürliche Nahrungsangebot, insbesondere der Aufwuchs und die Ernährung der Fischnährtiere im Litoral eines eutrophen Sees. Zschr. f. Fischerei u. d. Hilfswiss. **35**.

Ruttner, F., 1952: Planktonstudien der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition. Arch. f. Hydrobiol. Suppl. **XXI**, 1/2.

Schräder, Th., 1941: Fischereibiologische Untersuchungen im Wesergebiet II. Zschr. f. Fischerei u. d. Hilfswiss. **XXXIX**, 4.

Wundsch, H. H., 1940: Beiträge zur Fischereibiologie märkischer Seen. VI. Die Entwicklung eines besonderen Seentypus (H_2S-Oscillatorienseen) im Fluß-Seen-Gebiet der Spree und Havel und seine Bedeutung für die fischereibiologischen Bedingungen in dieser Region. Zschr. f. Fischerei u. d. Hilfswiss. **38**, 4/5.

Dr. Eva-Maria Bursche
Hydrobiologische Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft
Fuldastation, Schlitz/Hessen

G. H. Schwabe
Hydrobiologische Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft, Plön

BIOMETRISCHE DATEN ZUR SCHALE VON *CONCHOLEPAS CONCHOPAS* (Brugière) (MOLL., MURICIDAE) AN DER CHILENISCHEN KÜSTE UND IHR ÖKOLOGISCHER INDIKATORWERT

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung 449
2. Material und Methode 450
3. Geographische und ökologische Bewertung 452
4. Zur Altersbestimmung 456
5. Zum Verhältnis *P : V* 459
6. Zusammenfassung 461
7. Literatur 462

1. Einleitung

Ein methodisches Grundproblem der Ökologie, das vielleicht zu wenig beachtet wird, liegt in der sachgerechten Erfassung und Darstellung des natürlichen Lebensraumes oder Standortes. Wenn mit wachsendem Geräteaufwand angestrebt wird, die Gesamtheit der ökologisch möglicherweise wirksamen Ortsbedingungen als physikalische und chemische Faktoren zu messen oder zu registrieren, dann geht man nicht selten am Ziel vorbei oder wird schon aus dem Ansatz der Untersuchung zu Fehlschlüssen verleitet. Das ökologische Ziel besteht doch letztlich stets in der Erhellung der zwischen dem lebenden Organismus und den Bedingungen seines Lebensraumes bestehenden Beziehungen. Es geht darum, die mannigfaltigen Korrespondenzen zwischen Lebensraum und Lebewelt zu klären. Das ist das eigentliche ökologische Anliegen.

Die Extremfälle, in denen nur ein Faktor oder wenige Faktoren das ortseigentümliche Verhalten, Vorkommen oder Fehlen einer Art bestimmen, kommen zwar nicht selten vor, in der Regel ist jedoch der Lebensraum als solcher durch ein Bündel von Bedingungen charakterisiert, die physikalisch und chemisch auch bei großem technischem Aufwand nicht befriedigend analysiert werden können. Durch rhythmische (Tag, Jahr) und unrhythmische Veränderungen der beteiligten Einzelfaktoren wird jeder Versuch der Faktorenanalyse noch problematischer. In dieser Lage bietet sich häufig der lebende Organismus als ein Indikator an, der die auf ihn wirkenden Ortsbedingungen qualitativ und zeitlich in arteigentümlicher Weise integriert und damit in seinem Verhalten, seinen Formen oder Maßen, Besiedlungsdichten oder Vergesellschaftungen brauchbare Ansätze zur eigentlich ökologischen Erfassung dieser Ortsbedingungen liefert. Letztlich darf man in der Gesamtbesiedlung eines Lebensraumes auch die verschlüsselte Gesamtregistrierung der zur Zeit in ihm biologisch wirksamen Bedingungen sehen. Die Entschlüsselung solcher Registrierungen

ist eine Kernaufgabe der Ökologie, die mit dem Versuch zur physikalisch-chemischen Faktorenanalyse doch nur einen Umweg zum gleichen Ziel einschlagen würde.

Im Sinne dieser Aufgabe käme es also darauf an:

1. Die möglicherweise als integrierende Indikatoren besonders geeigneten Arten (verschiedener örtlicher Herkunft) im Hinblick auf morphologisch, physiologisch oder statistisch faßbare Merkmale miteinander zu vergleichen.

2. Artspezifische Unterschiede in der Ansprechbarkeit gegenüber bestimmten — gegebenenfalls physikalisch oder chemisch definierten — Faktoren oder Faktorengruppen durch planmäßige Beobachtungen zu ermitteln und möglichst experimentell zu bestätigen und

3. mit gleichzeitiger Beobachtung verschiedener „Indikatorarten" eine differentialdiagnostische Kennzeichnung des Lebensraumes anzustreben.

Eine solche Aufgabe kann physikalisch-chemisch nicht definiert und noch viel weniger gelöst werden. Bei ihrer Bearbeitung kann das technische Meßgerät weder den lebenden Organismus ersetzen noch die Arbeitsrichtung bestimmen, mit welcher Feststellung die oft unerläßliche physikalisch-chemische Analyse nicht im mindesten in Zweifel gezogen wird. Ihr wird nur methodisch eine andere Rolle zugewiesen als etwa in der Physiologie, die auf physikalisch-chemische Faktorenanalyse angewiesen ist. Das Ende der Ökologie als Forschungsrichtung und ihre Umwandlung in eine „Freilandphysiologie" — zum Unterschied von der „Laboratoriumsphysiologie" — wären unausweichlich, wenn der lebende Organismus als integrierender Indikator nicht die spezifisch ökologische Aufgabenstellung prägte.

Dieses Problem des „ökologischen Indikators" wurde bereits mehrfach und an Hand verschiedener Gegenstände in früheren Veröffentlichungen (Schwabe 1942, 1949) behandelt. Die nachstehenden Mitteilungen gehen auf einen weiteren Versuch in der gleichen Richtung zurück.

2. *Material und Methode*

Die zur Molluskenfamilie der Muricidae gehörende Art *Concholepas concholepas* (Brugiére) kommt nach P. Yañez an der südamerikanischen Westküste von Mexiko bis Magallanes vor, erreicht jedoch größere Ausmaße und Besiedlungsdichten nur im chilenischen Abschnitt, vor allem zwischen Chiloe und dem „Kleinen Norden". Hier wird sie auch seit vorkolonialer Zeit als Nahrungsmittel sehr geschätzt und mehr oder weniger intensiv, besonders von Marisco-Tauchern (Schwabe 1941), gefischt. Mengenmäßig spielt sie, verglichen mit den Mytiliden, eine relativ geringe Rolle. Ihre statistisch erfaßten Anlandungen betragen etwa ein Zehntel der ersteren Gruppe. Im ganzen scheinen die *Concholepas*-Bestände der chilenischen Küste durch Überfischung weniger gefährdet zu sein als die der großen Mytiliden, weil erstere bevorzugt unterhalb der Niedrigwassergrenze an Küsten mit stärkerer Brandungsbewegung, vor allem zwischen Kelp (*Macrocystis* u. a.) vorkommen. Die Lösung der lebenden Tiere vom Untergrund, die meist mit einem verbreiterten Meißel erfolgt, ist erheblich schwieriger als das Abreißen der Mytiliden.

Der indianische (mapuche) Name der Art lautet Loco (Wilhelm). Das spanische Wort loco (toll, wahnsinnig) hat zwar nichts mit diesem Namen zu tun, wird aber im Volkshumor gern mit ihm in Verbindung gebracht. — Außer dem als Delikatesse geschätzten Loco-Fuß wird die Schale ebenso wie andere Molluskenschalen als Kalk genutzt.

Verglichen mit dem chilenischen Hauptverbreitungsgebiet, ist die Art an der peruanischen Küste selten und spielt dort fischereilich keine Rolle mehr. Gleiches gilt für den westpatagonischen Küstenabschnitt südlich der Islas Guaitecas. — Das

chilenische Litoral zeigt trotz relativ niedriger Wassertemperaturen bei vielen Mollusken und auch bei Balaniden eine bemerkenswert starke biogene Kalkabscheidung. Zu den eindrucksvollsten Zeugen dieser Erscheinung ist *Concholepas* zu zählen.

Nachdem uns bei biometrischen Übungen an der *Concholepas*-Schale statistisch gesicherte Unterschiede zwischen nur 20 bis 40 km von einander entfernten Fundorten aufgefallen waren, wurden seit 1951 gelegentlich größere Stichproben von Schalen gesammelt, die von Fischern frisch angelandet waren. Zur Ergänzung dieses Materials wurden einige weitere Proben gelegentlich einer Seereise 1958 hinzugefügt. Für hier behandeltes Vergleichsmaterial aus Peru (Nr. 10) und aus Aysen (Nr. 1) sei den Herren Dr. E. Schweigger, Callao, und Dr. J. Illies, Plön, an dieser Stelle bestens gedankt. Die Bearbeitung dieser ganzen Sammlung erschien aus mehreren methodischen Gründen vorteilhafter als eine ähnliche Untersuchung etwa an einem der chilenischen Mytiliden. Diese sind zwar leichter in allen Größen zu beschaffen, einfacher von störendem Bewuchs zu befreien und morphologisch schärfer konturiert, aber im Hinblick auf ihre systematische Einordnung vielfach unsicher, enger in ihren Verbreitungsgebieten und nicht so polystenohalin wie *Concholepas*, die zudem durch ihre Größe verschiedene Messungen erleichtert. — Obwohl die Aufarbeitung der 10 vorliegenden Stichproben im Sinne der eingangs skizzierten Fragen nicht so befriedigende Ergebnisse lieferte, wie anfangs erwartet wurde, dürfte ihre Mitteilung doch als Beitrag zur biometrischen Kennzeichnung der Art innerhalb ihres Hauptverbreitungsgebietes gerechtfertigt sein, zumal die gewonnenen Maße und Zahlen hier nur zum Teil ausgewertet werden können und deshalb für spätere Untersuchungen nützlich sein werden.

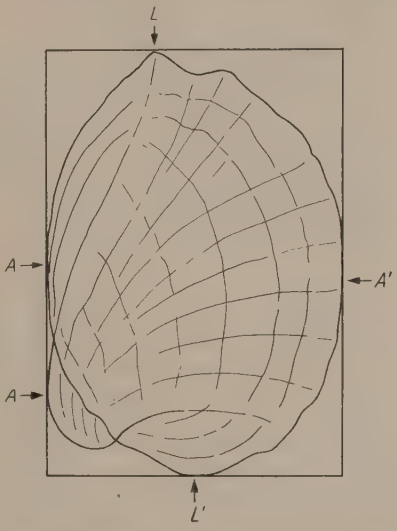


Abb. 1. Schema der Grundflächenmessung an der Schale. *LL'* Länge, *AA'* Breite.

An insgesamt 902 Schalen von 10 Stichproben unterschiedlicher Herkunft wurden je 3 lineare Maße, ein Gewicht und ein Volumen bestimmt und ein Gewichtsvolumenverhältnis berechnet. Die Herkünfte der Stichproben liegen zwischen Aysen (45° 25′ S) und Pisco/Peru (Estacion de Biología Marina La Puntilla, etwa 13° 20′ S), also auf einer Küstenstrecke von etwa 3500 km nordsüdlicher Ausdehnung. Für sämtliche Proben und genannten Maße wurden sodann Standardabweichungen und Variationskoeffizienten berechnet (Tabellen 1 und 2).

Da nur fischereilich angelandete Schalen verwendet wurden, und da außerdem anscheinend im Nordabschnitt unseres Untersuchungsgebietes die Tiere kleiner bleiben als im mittleren und südlichen Abschnitt, sind absolute Maße und Maßunterschiede zwischen den einzelnen Proben im Sinne unserer Fragestellung weniger wesentlich als Verhältniswerte. Deshalb wurden die in Tabelle 3 enthaltenen relativen Mittelwerte berechnet. Schließlich sind (Tabelle 4) noch einige Daten über die Einzelstücke angefügt, die in einem der behandelten Maße Extremwerte zeigten.

Die linearen Maße der Grundfläche wurden in einem rechten Anschlagwinkel auf Millimeterpapier, die Höhe mit einer einfachen, gleichfalls in Millimetern gehaltenen Lehre über ebener Grundfläche bestimmt (Abb. 1 und 2). Schalen und zur Volumenbestimmung dienender Sand wurden auf 0,2 g genau gewogen. Die Sandfüllung der Schale wurde in der Längsrichtung der Schale mit einem Bleistift oder einer Linealkante derart abgestrichen, daß die Bestimmungs-

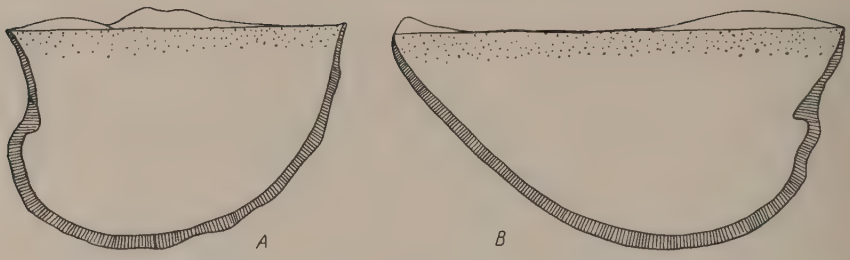


Abb. 2. Schematische Schnitte durch die Schale in der kurzen und der langen Achse. Die Horizontale deutet die Grundfläche der Volumenmessung an.

fehler $\pm$ 1 % nicht überschreiten. Obwohl Schalen mit starkem Bewuchs ebenso wie beschädigte ausgeschieden wurden, können gelegentlich durch Balaniden- und im Süden auch durch Bryozoenbesatz Fehler in der Höhenmessung 2 bis 3 % und in der Wägung bis 3 % erreichen. Solche Fehler treten jedoch fast nur bei großen, alten Schalen auf.

3. Geographische und ökologische Bewertung

Vergleicht man die Mittelwerte der absoluten Maße (Tabelle 1) mit der geographischen Herkunft, so zeigt sich, daß sämtliche Maxima derselben zwischen Sta. Maria (Nr. 4) und Los Vilos (Nr. 7) auftreten. Wenn auch die Art der Probenahme keine gesicherten Schlüsse erlaubt, so entspricht diese Verteilung doch weitgehend der Häufigkeitsverteilung der Art. Nur infolge stärkerer Entwicklung der Küstenlinie und des damit vergrößerten Verbreitungsgebietes innerhalb der Gesamtfläche erzeugt der chilotische Raum absolut mehr „Locos“ als diese Zone, in der *Concholepas* offenbar optimale Bedingungen findet. Auch die Variationskoeffizienten der linearen Maße (Tabelle 2) sind in diesem Abschnitt besonders niedrig, um vorzüglich nach Norden hin schroff anzusteigen. Die am reinsten ozeanisch geprägte Herkunft, Isla Sta. Maria (Nr. 4), zeichnet sich durch niedrigste Variationskoeffizienten der linearen Maße aus, während die Breite und besonders die Höhe der Schale im Verhältnis zu ihrer Länge Höchstwerte erreichen (Tabelle 3). Die Schalenform wird hier also am meisten der Halbkugel angenähert. Die naheliegende Vermutung, daß mit wachsender Brandungsstärke die Schale zunehmend abflache, trifft also nicht zu. Sie wird anscheinend sogar höher, aber die Grundfläche scheint sich zu verbreitern. In der Gesamtverteilung treten die höchsten und breitesten Formen innerhalb des erwähnten Optimalbereiches (Tabelle 3, Sta. Maria bis Los Vilos) auf, während nach Süden und wiederum vor allem nach Norden hin längere Formen herrschen. Die relative Zunahme der Schalenlänge wird besonders deutlich an den Verhältnissen $P : L$ und $V : L$ in Tabelle 3. Diese Formänderung ist jedoch verwickelter, als die Zahlen vermuten lassen; denn im Verhältnis zu Gewicht und Volumen nimmt, wie die gleiche Tabelle zeigt, auch die Höhe der Schale zu.

Trotz beträchtlicher Schwankungen zwischen den in unserer Probereihe benachbarten Plätzen sind, wie auch Abb. 3 erkennen läßt, gewisse allgemeine Tendenzen klar. Vor allem tritt zwischen Los Vilos und Antofagasta eine Streckung der Schale auf, die in den Verhältnissen $P : L$, $V : L$ und $H : L$ deutlich wird, aber auch das Höhenbreitenverhältnis beeinflußt. Diese allgemeinen Tendenzen dürften zusammen mit den bereits erwähnten absoluten Größen und Beobachtungen zur Verbreitung der Art der ozeanographisch-klimatischen Gliederung der gesamten Küstenstrecke entsprechen.

Tabelle 1. Mittelwerte der 10 Stichproben. n Anzahl, L Länge, B Breite, H Höhe, P Gewicht, V Hohlvolumen, V' berechnetes Gesamtvolumen ($L \cdot B \cdot H \cdot \frac{\pi}{6}$ = Inhalt eines halben Ellipsoiden mit den Durchmessern L, B und $2\,H$). In der letzten Zeile werden zum Vergleich die entsprechenden Werte einer kleinen Aufsammlung einer *Fissurella* sp. aus Corral angeführt. — Weitere Erklärungen im Text

Nr.	Gebiet	Zeit	n	L cm	B cm	H cm	P g	V ml	V' ml	$P:V$
1.*	Aysen	3.58	24	11,1	7,6	5,4	152,2	129,7	237	1,19
2.	Ancud	9.54	80	11,7	7,8	5,8	164,7	171,8	277	0,94
3.	Corral	9.54	128	11,0	8,1	5,4	167,2	150,6	254	1,13
4.	Sta. Maria	9.52	72	11,5	8,6	6,0	182,7	172,6	310	1,08
5.	Tumbes	9.52	176	11,7	8,7	5,9	191,8	187,1	313	1,04
6.	Concon	8.52	56	11,6	8,9	5,9	211,5	158,1	320	1,34
7.	Los Vilos	7.58	27	12,1	7,6	5,4	152,2	129,7	347	1,19
8.	Caldera	7.58	20	9,2	7,0	4,2	88,4	78,5	141	1,10
9.	Antofagasta	7.58	224	6,0	4,3	2,5	23,4	21,0	34	1,15
10.	Pisco	10.53	95	7,1	5,1	3,0	37,7	37,0	57	1,04
	Fissurella sp. Corral	2.56	17	7,2	5,7	2,7	50,4	45,8	56	1,13

Tabelle 2. Standardabweichungen (s) und Variationskoeffizienten (v) der Mittelwerte (Tabelle 1) der 10 Stichproben

Nr.	Gebiet	L		B		H		P		V		$P:V$	
		s	v	s	v	s	v	s	v	s	v	s	v
1.	Aysen	0,81	6,7	0,57	7,5	0,45	8,4	27,2	17,9	25,9	20,0	0,177	14,9
2.	Ancud	1,12	9,6	0,71	9,0	0,68	11,8	55,9	34,0	47,7	27,8	0,174	18,4
3.	Corral	0,68	6,2	0,44	5,4	0,52	9,6	29,4	17,6	31,1	20,6	0,146	12,9
4.	Sta. Maria	0,60	5,3	0,44	5,1	0,41	6,8	34,5	18,9	36,1	20,9	0,196	18,2
5.	Tumbes	1,11	9,5	0,73	8,4	0,76	12,9	62,5	32,6	60,5	32,3	0,184	17,6
6.	Concon	0,91	7,8	0,73	7,3	0,72	12,2	56,6	26,8	42,0	26,5	0,184	15,6
7.	Los Vilos	0,90	7,4	0,56	6,0	0,79	13,5	61,4	28,7	60,4	31,1	0,105	9,2
8.	Caldera	1,41	15,3	1,22	17,4	0,87	20,9	42,0	46,5	32,7	41,6	0,139	12,7
9.	Antofagasta	1,32	22,0	0,77	18,0	0,55	21,8	12,6	53,9	12,0	56,9	0,138	12,0
10.	Pisco	2,20	31,1	0,79	15,4	0,62	20,6	17,4	46,2	16,0	43,3	0,131	12,6

Tabelle 3. Relative Mittelwerte der 10 Stichproben

Nr.	Gebiet	$B:L$	$H:L$	$P:L$	$V:L$	$V:V'$	$P:H$	$V:H$	$H:B$
1.	Aysen	0,68	0,48	13,7	11,6	0,55	28,3	24,1	0,71
2.	Ancud	0,67	0,49	14,1	14,7	0,62	28,4	30,0	0,74
3.	Corral	0,74	0,49	15,1	13,6	0,59	30,9	27,8	0,67
4.	Sta. Maria	0,77	0,52	15,9	15,0	0,56	30,5	28,8	0,70
5.	Tumbes	0,74	0,50	16,3	16,0	0,60	32,1	30,3	0,68
6.	Concon	0,77	0,50	18,1	13,6	0,49	35,2	26,4	0,66
7.	Los Vilos	0,77	0,48	17,6	15,7	0,55	28,4	24,2	0,71
8.	Caldera	0,76	0,45	9,6	8,5	0,56	21,3	18,8	0,60
9.	Antofagasta	0,72	0,42	3,9	3,5	0,62	9,3	8,4	0,58
10.	Pisco	0,72	0,42	5,3	5,2	0,65	12,6	12,3	0,59
	Fissurella sp.	0,79	0,37	7,0	6,2	0,90	19,8	17,3	0,47

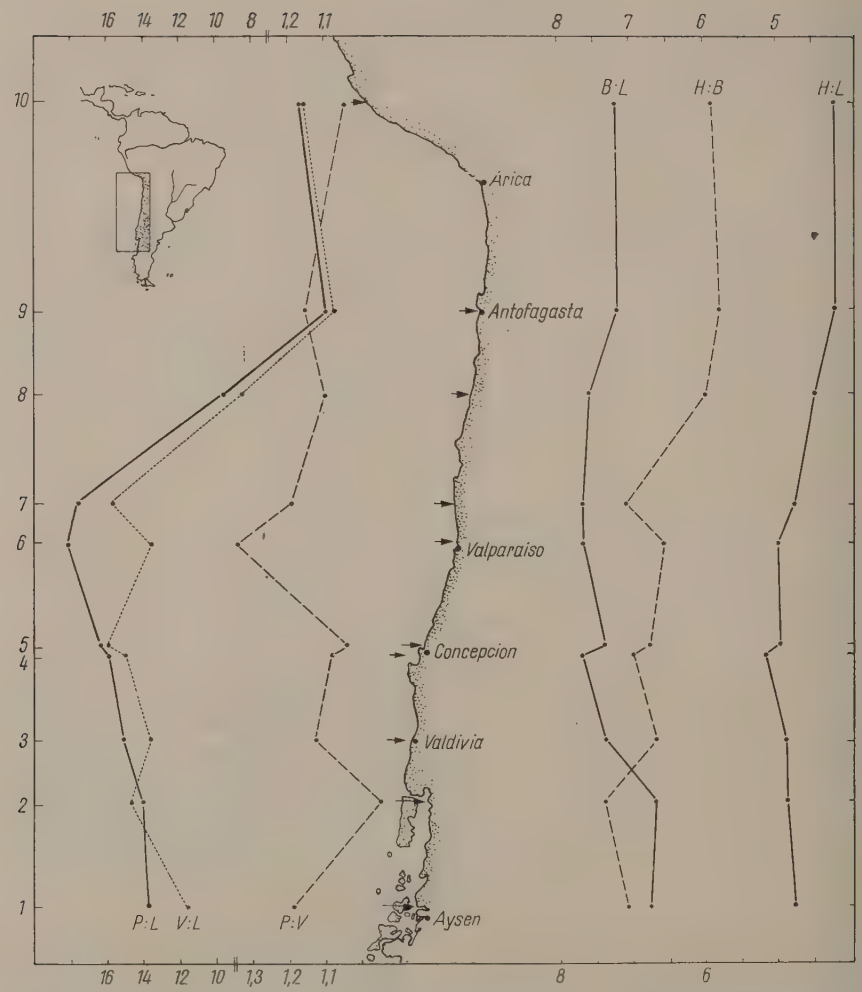


Abb. 3. Veränderungen einiger Verhältniswerte der Stichproben in Beziehung zu ihrer geographischen Herkunft. Die nordsüdliche Entfernung der beiden äußersten Herkünfte beträgt etwa 3500 km und umfaßt das Hauptverbreitungsgebiet der Art. Die Abszissenteilungen geben die jeweiligen am Material bestimmten Verhältniswerte wieder, während die Ordinate entsprechend der geographischen Herkunft von der gesamten Küstenstrecke (Mitte der Abbildung) die verschiedenen Stichproben übereinstimmend mit den Tabellen 1 bis 3 darstellt.
Weitere Erläuterungen im Text.

Tabelle 4. 9 Einzelstücke mit maximalen Werten aus verschiedenen Gebieten. Die Extremwerte jedes Merkmals sind fett gedruckt

	L cm	*B* cm	*H* cm	*P* g	*V* ml	*P* : *V*	Gebiet
a	**14,7**	8,9	5,8	308	275	1,14	Ancud, Nr. 2
b	14,6	**12,3**	8,7	458	380	**1,20**	Tumbes, Nr. 5
c	14,5	11,4	8,4	**493**	**499**	0,99	Los Vilos, Nr. 7
d	14,0	9,8	5,6	333	295	1,13	Ancud, Nr. 2
e	13,1	9,8	4,3	254	235	1,13	Corral, Nr. 3
f	12,8	9,5	7,9	265	285	**0,93**	Sta. Maria, Nr. 4
g	12,7	8,0	6,2	205	171	1,20	Aysen, Nr. 1
h	11,9	8,6	5,3	159	169	0,95	Antofagasta, Nr. 9

Tabelle 5. Statistische Auswertung einiger Wertdifferenzen der Stichproben von Sta. Maria und Concon gegen die von Tumbes (Nr. 5). Die statistisch gesicherten Werte von *t* sind fett gedruckt

	Sta. Maria, Nr. 4			Concon, Nr. 6		
	D	s_D	*t*	*D*	s_D	*t*
Länge	— 2,2 mm	1,11	**1,97**	— 0,8 mm	1,48	0,54
Breite	— 0,8 mm	1,03	0,75	+ 2,3 mm	1,02	**2,26**
Höhe	+ 1,0 mm	0,75	1,31	— 0,1 mm	1,15	0,08
Volumen	— 14,5 ml	4,25	**3,42**	— 29,1 ml	7,25	**4,02**
Gewicht	— 9,1 g	6,21	1,46	+ 19,7 g	8,92	**2,20**
P : *V*	+ 0,04	0,03	1,48	+ 0,30	0,03	**10,52**

Dagegen sind die oft beträchtlichen und scheinbar unregelmäßigen Unterschiede zwischen benachbarten Proben auf hier nicht mehr erfaßbare Unterschiede in örtlichen Bedingungen (Wassertemperatur, geologische Natur des Substrates, Brandungsverhältnisse, Vegetation usw.) zurückzuführen. Im Sinne der Fragestellung, von der wir ausgingen, berechtigt die Größe und Mannigfaltigkeit dieser Schwankungen zu der Annahme, daß bei hinreichender statistischer Sicherung der Differenzen die biometrische Analyse der Loco-Schale brauchbare Indikatoreigenschaften aufweist. Wie es mit der Sicherung einzelner Differenzen steht, mag das Beispiel eines Vergleiches von Tumbes mit Sta. Maria einerseits und Concon andererseits in Tabelle 5 zeigen.

Aus diesen Daten ergibt sich u. a., daß für den bei unseren Stichproben nützlichen Verhältniswert *P* : *V* relativ hohe Sicherungen erwartet werden können. Um gegebenenfalls weitere Prüfungen zu ermöglichen, enthält Tabelle 2 alle *s*-Werte, die berechnet wurden.

Für die weiteren Verhältniswerte, die Tabelle 3 bringt, wurden bisher keine Einzelbestimmungen und *s*-Berechnungen durchgeführt. Die in genannter Tabelle enthaltenen Mittelwerte von *P* : *L* und *V* : *L* lassen jedoch in Übereinstimmung mit Abb. 3 erwarten, daß diese beiden Relationen als geographische oder ökologische „Indikatorwerte" mindestens für *Concholepas* günstige Aussichten bieten. Die Variationskoeffizienten von *P* und *V* sind zwar ziemlich groß, aber die aus dem gleichen Material am Einzelstück ermittelten Verhältniswerte *P* : *V* haben demgegenüber nur etwa doppelt so große *v*-Werte wie die Längen (Tabelle 2). Da innerhalb der gleichen Stichprobe enge Korrelationen zwischen den linearen Maßen einerseits und den Gewichts- und Volumenwerten andererseits bestehen (z. B.

Abb. 7), ist mit ähnlichen Senkungen der r-Werte für obengenannte Relationen zu rechnen. Somit dürfte mindestens bei nicht zu kleinen Stichproben ($\geqq 50$ Exemplare) der hier behandelten Art (fischereiliche Anlandung) an Hand von Schalenmessungen eine brauchbare biometrische Kennzeichnung von Einzelpopulationen möglich sein.

4. Zur Altersbestimmung

Es liegt nahe, ein Material wie das vorliegende im Hinblick auf die Möglichkeit von Alters- oder Zuwachsbestimmungen zu prüfen. Wir kommen in dieser Hinsicht nicht zu befriedigenden Ergebnissen und berichten darüber nur wegen auffallender Parallelitäten in den Häufigkeitsverteilungen einiger Maße (Abb. 4 bis 6). Die Längenklassenverteilungen (Abb. 4) zeigen zwar einige annähernd regelmäßige

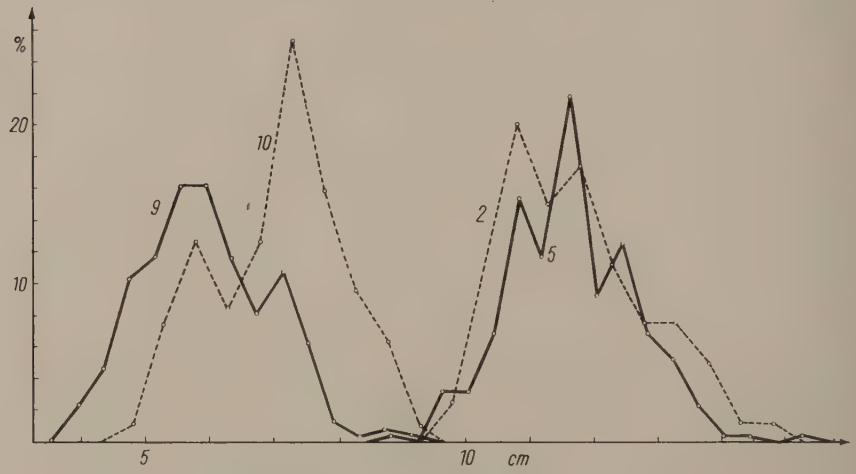


Abb. 4. Prozentuale Verteilungen der Längenklassen (L) von vier Stichproben.

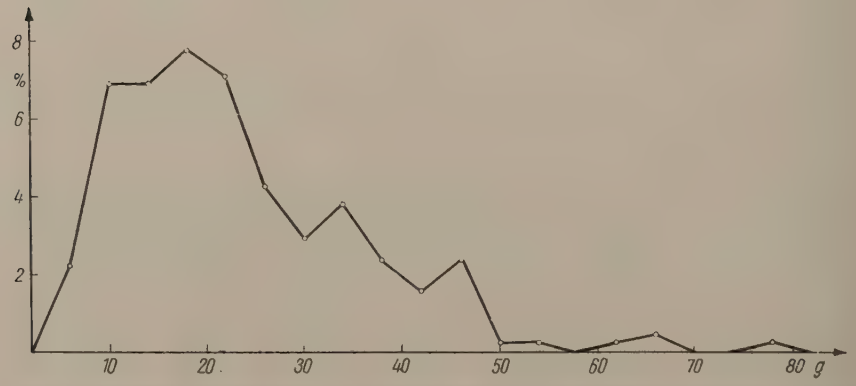


Abb. 5. Prozentuale Verteilungen der Gewichtsklassen (P) des Materials Antofagasta (Nr. 9).

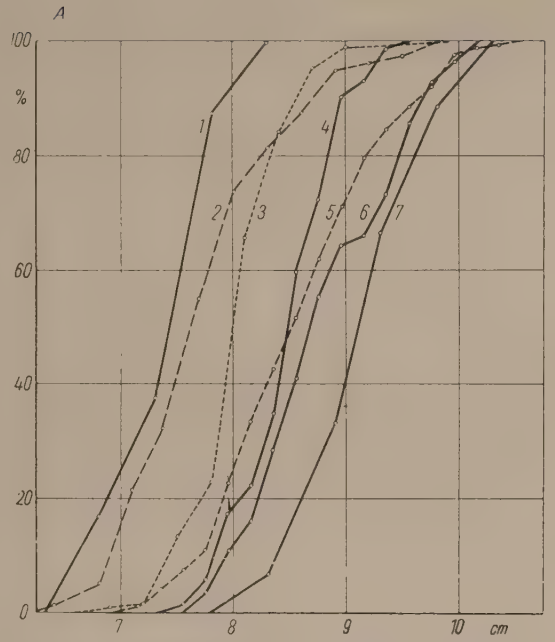


Abb. 6A. Prozentuale Verteilung der Breitenklassen (*B*) der Stichproben 1 bis 7 in summierender Darstellung.

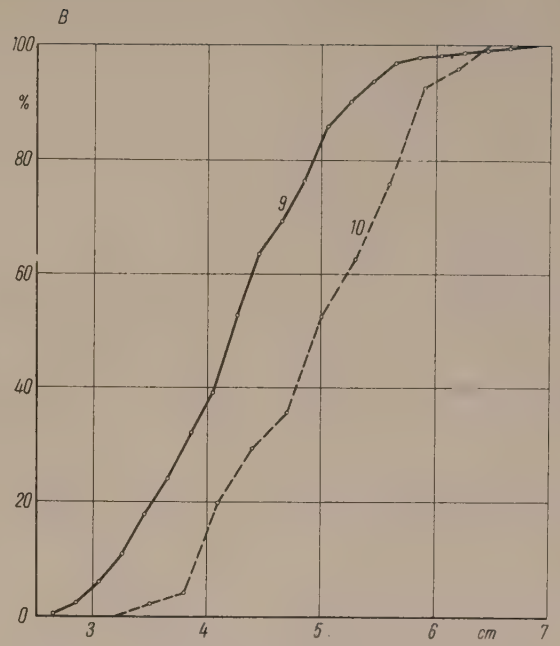


Abb. 6B. Prozentuale Verteilung der Breitenklassen (*B*) der Stichproben 9 und 10 in summierender Darstellung.

Unstetigkeiten. Auch die Verteilung der Schalengewichte deutet ähnliche, wenn auch weniger ausgeprägte Gliederungen (Abb. 5) an. Ob die Natur unserer Stichproben, die ja nur fischereilich genutzte Größen enthalten, überhaupt statistische Altersanalysen gestattet, erscheint jedoch um so fraglicher, als die erwähnten Unstetigkeiten in der Längenverteilung völlig verschwinden können, sobald man die Verteilung der Produkte von Länge und Breite, also einer der Grundfläche proportionalen Größe, betrachtet. Es erscheint daher fraglich, ob bei der Art und Größe der hier vorliegenden Stichproben rein biometrische Altersbestimmungen möglich sind. Zu einem solchen Zwecke wäre es wahrscheinlich notwendig, möglichst alle Größen einer bestimmten Fläche abzusammeln, was praktisch sehr schwierig sein dürfte. Verteilungsbilder der Breitenklassen in Summendarstellung geben Abb. 6A und B wieder. Hier werden Unstetigkeiten (etwa Nr. 6) und Neigungsunterschiede sichtbar, die sicher nicht nur ökologisch, sondern, wenigstens teilweise, fischereilich bedingt sind.

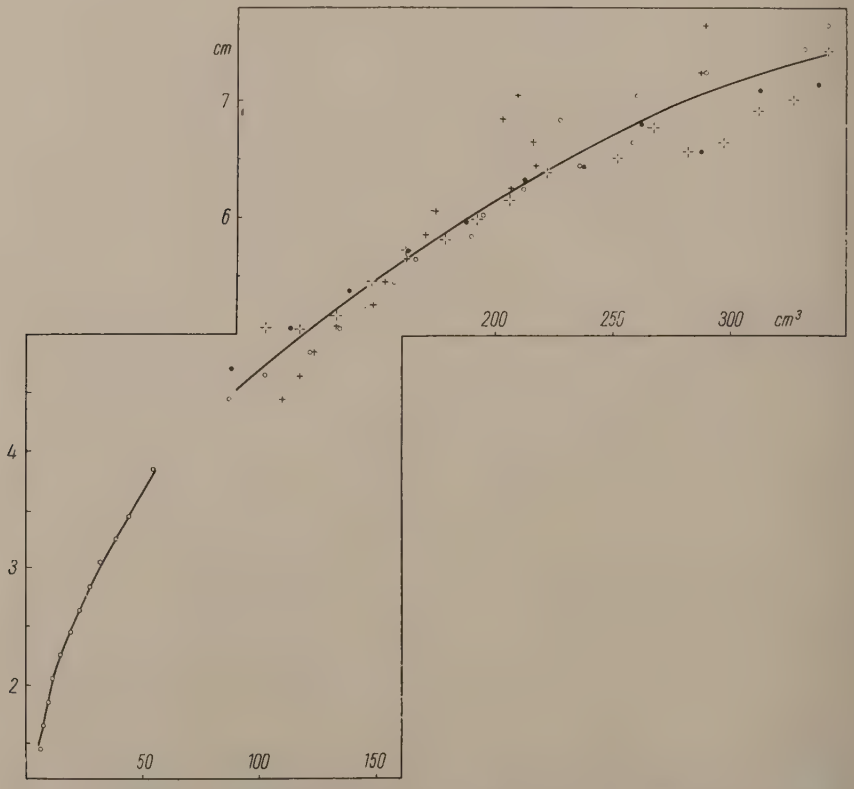


Abb. 7. Korrelation zwischen gemessenem Volumen (Abszisse) und Schalenhöhe (H) für die Proben Antofagasta (links unten) und Corral + Ancud (+) und Tumbes (○).

5. Zum Verhältnis P:V

Wie schon oben erwähnt, sind die absoluten Maße und ihre Mittelwerte bei der hier behandelten Art der Stichproben auch zur Standortkennzeichnung nur in begrenztem Umfang dienlich. Deshalb wurde von Anfang an nach brauchbaren Maßverhältnissen gesucht. Dabei schien es so, als ob das Verhältnis Schalengewicht zu Hohlvolumen ($P : V$) besonders aufschlußreich sei. Wenn man annimmt, daß das Hohlvolumen der Weichkörpermasse der Tiere proportional ist, dann ist dieses Verhältnis ein Maß der biogenen Kalkausscheidung. Zwischen P und V bestehen lineare Beziehungen, während beide in einer nicht linearen Beziehung zu den linearen Maßen stehen (z. B. Abb. 7). Die Mittelwerte $P : V$, berechnet aus Bestimmungen

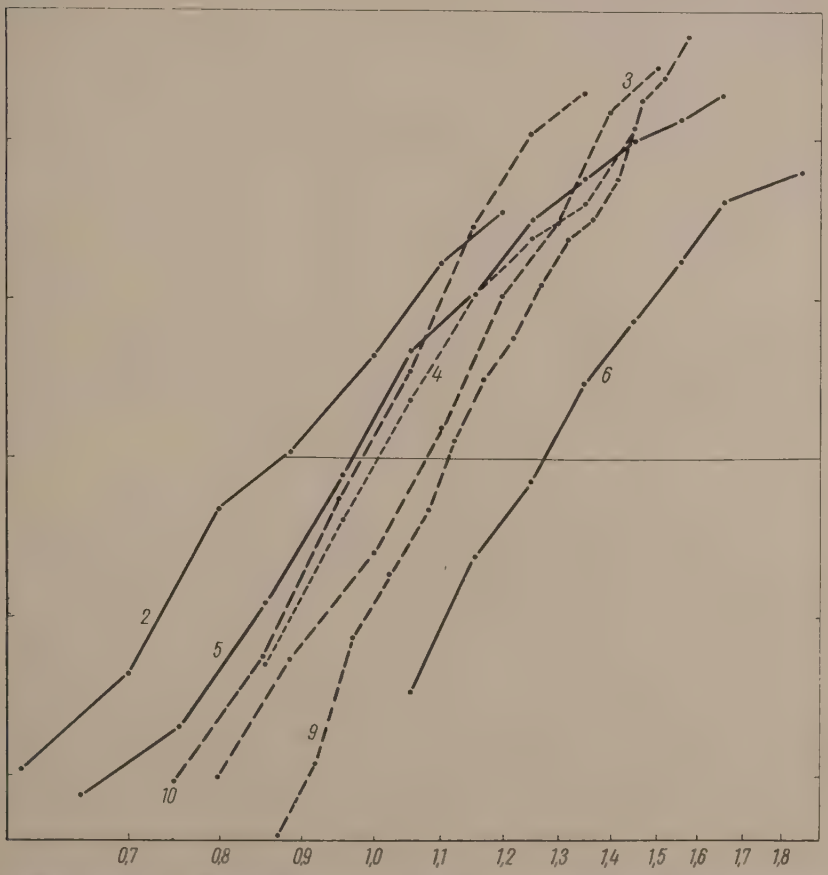


Abb. 8. Verteilung der Wertklassen $P : V$ der umfangreichsten Stichproben. Um ein möglichst übersichtliches Bild zu erzielen, ist die Abszisse logarithmisch geteilt und werden die Ordinatenwerte der prozentualen Häufigkeit in probability units (probits) wiedergegeben.

am Einzelexemplar, liegen (Tabelle 1) zwischen 0,94 und 1,34. Um ein möglichst übersichtliches Verteilungsbild der Einzelwerte dieses Verhältnisses zu gewinnen, wurden die Summendarstellung mit logarithmischer Teilung der Abszisse gegen probits (probability units) gewählt und nur die 7 umfangreicheren Proben in sie aufgenommen. Krümmungen und Unstetigkeiten der einzelnen Linien können an Hand des vorliegenden Materials nicht sicher gedeutet werden. Recht deutlich scheiden sich jedoch zwei Gruppen: die stärker geneigten Nr. 2, 4, 5 und 6 von den schwächer geneigten Nr. 3, 9 und 10 (vgl. v in Tabelle 2). Abgesehen von den auch räumlich benachbarten Nr. 4 und 5 (vgl. Tabelle 5), kommen innerhalb dieser beiden Gruppen keine Überschneidungen vor. Danach sind bei hinreichendem Probenumfang statistisch gesicherte Trennungen der sich nicht schneidenden Linien zu erwarten und mithin auch — an Hand absoluter Maße fragwürdige — statistische Auswertungen fischereilicher Proben sinnvoll. Was das Verhältnis $P : V$ inhaltlich wiedergibt, ist grundsätzlich verschieden von dem, was die anderen Werte und Verhältnisse (vgl. Abb. 3) besagen und eben im Sinne unseres Ansatzes ein Maß für die

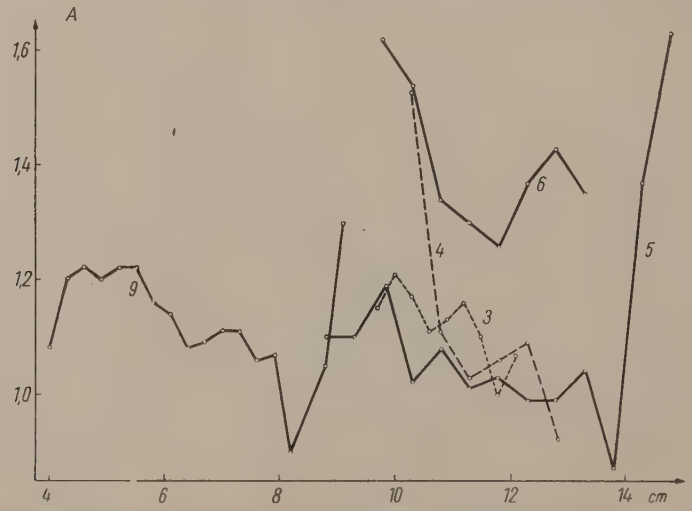


Abb. 9A. Mittelwerte $P : V$ (Ordinate) der Längenklassen (Abszisse) der Stichproben 3, 4, 5, 6 und 9.

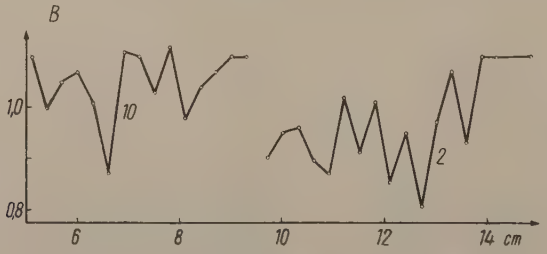


Abb. 9B. Mittelwerte $P : V$ der Längenklassen für die Stichproben 2 bis 10.

biogene Kalkfällung. Dieses Maß bedarf jedoch für genaue Analysen insofern einer Kontrolle, als es ja im Laufe des Wachstums einer einseitigen Veränderung unterworfen sein könnte. Tatsächlich zeigt eine Prüfung der Korrelation zwischen $P : V$ und L, daß solche Beziehungen bestehen können (Abb. 9a und b). Die aus dem Optimalbereich stammenden Proben Nr. 4, 5 und 6, aber auch Nr. 3 und 9 und am stärksten Nr. 4, die von Sta. Maria, dem am reinsten ozeanisch geprägten Standort unserer Reihe, stammt, neigen zu einer mehr oder weniger deutlichen Senkung von $P : V$ mit wachsender Größe. In den größten Längenklassen kann dieses Verhältnis jedoch wieder auf sehr hohe Werte emporschnellen (Nr. 5 und 9). Vor allem in mittleren Längenklassen sieht es so aus, als ob mit fortschreitendem Wachstum das Schalengewicht langsamer ansteigt als das Hohlvolumen, während der gelegentliche steile Anstieg am Ende vielleicht weniger auf Zunahme des Bewuchses als auf vermindertes Wachstum bei fortschreitender Schalenverdickung hindeutet. Ein völlig anderes Bild bieten die sicher außerhalb des optimalen Bereiches liegenden Proben Nr. 2 und Nr. 10, die keine Beziehung zwischen $P : V$ und L erkennen lassen. Nach diesem vorläufigen Einblick ist also der Wert $P : V$ selbst nur bedingt zum ökologischen Vergleich zwischen verschiedenen Standorten brauchbar, verspricht aber wesentliche Auskünfte über die Beziehungen des Wachstums zur Schalenentwicklung. Außerdem dürfte er zur Analyse des Jahresrhythmus in der Kalkabscheidung nützlich sein. Obwohl hierzu bisher kein Material — zu verschiedenen Jahreszeiten gesammelte Proben gleicher Herkunft — vorliegt, darf vermutet werden, daß diese Möglichkeit für geeignete Mollusken in Binnengewässern oder in marinen Litoralbereichen unter schärferer Jahresgliederung als an der chilenischen Küste am aussichtsreichsten ist.

Schließlich darf noch festgestellt werden, daß die hier versuchte Methode der regionalen Gliederung und der Herkunftskennzeichnung und damit einer biometrischen Kennzeichnung des Standortes mit noch besseren Erfolgsaussichten auf andere Mollusken geeigneter Schalenform anwendbar ist. An der chilenischen Küste dürften dafür *Fissurella*-Arten besonders günstig, aber auch Mytiliden und *Venus* geeignet sein.

6. *Zusammenfassung*

Das an 10 Proben von insgesamt 902 Schalen von *Concholepas* zwischen dem Gebiet von Aysen und dem von Pisco gewonnene biometrische Material gestattet — besonders an Hand von Verhältniswerten —, sowohl den einzelnen Herkunftsort zu kennzeichnen wie eine regionale Gliederung aufzuzeigen. Die regionale Gliederung drückt sich am deutlichsten in den Verhältnissen von Gewicht oder Volumen zur Länge ($P : L$ in Abb. 3) aus, wird aber auch in den Variationskoeffizienten der Mittelwerte, vorzüglich der nicht linearen Maße, sichtbar. Danach liegt das optimale Gebiet für *Concholepas* etwa zwischen Corral (Nr. 3) und Valparaiso (Nr. 6). Nach Norden hin fallen auch die absoluten Maße der Schalen ziemlich steil ab.

Um die biometrischen Unterschiede zwischen den einzelnen Herkünften ökologisch beurteilen zu können, wäre eine nähere Kenntnis der genauen Fundorte notwendig. Das gilt um so mehr, als nur von Fischern angelandete Schalensammlungen verwendet wurden. Die damit gegebene Auslese erschwert auch jeden Versuch zur Altersbestimmung beträchtlich.

Als ökologische Indikatoren sind anscheinend die Beziehungen zwischen Gewicht und Volumen einerseits und linearen Maßen auf der anderen Seite besonders aussichtsreich. Von diesen Werten wird das Verhältnis $P : V$ einer ersten Prüfung unterworfen. Danach verändert sich der Wert $P : V$ nicht nur in räumlicher Sicht, sondern

in den meisten Fällen auch im Verlauf des Wachstums. Außerhalb des Optimalgebietes, d. h. in den beiden äußersten Herkünften, ist eine Beziehung des $P : V$-Wertes zur Schalenlänge nicht mehr erkennbar. Eine genauere Analyse dieser Beziehungen verspricht Aufschlüsse über quantitative Veränderungen der Kalkabscheidung im Laufe des Wachstums und im Jahresrhythmus. Der $P : V$-Wert als Maß der biogenen Kalkabscheidung ist wahrscheinlich auch bei anderen Mollusken des Meeres und des Süßwassers aufschlußreich. Unter geeigneten Umständen könnten mit seiner Hilfe jahreszeitliche Veränderungen der Kalkabscheidung erfaßt werden.

Ob und wieweit die hier am Beispiel *Concholepas* aufgezeigten biometrischen Daten auch bei anderen Arten als ökologische Indikatoren brauchbar sind, können nur weitere Untersuchungen an geeigneten Molluskenschalen zeigen.

Resumen

En 10 muestras de conchas de *Concholepas* (total 902 ejemplares) recogidas en el litoral entre Aysen y la zona de Pisco se trata de analizar estadisticamente cinco medidas y sus variaciones. Las medidas observadas son la longitud, anchura, altitud, el peso y el volumen de la cavidad. A base de este material estadístico, incluyendo los valores de la desviación standard y algunos cuocientes entre los valores medios resulta entre otro:

1. Los valores estadísticos de la concha permiten caracterizar y distinguir claramente las distintas proveniencias.

2. Como zona óptima de desarrollo se destaca el litoral emprendido entre Corral y Valparaiso mas o menos. Hacia el norte se observa no solamente una disminución de las medidas absolutas, sino también un aumento relativo de la longitud y de los coeficientes de variabilidad. Hacia el sur no se nota un cambio tan pronunciado.

3. Los datos recolectados no permiten analizar el ritmo de crecimiento.

4. Como indicador ecológico promete las mejores ventajas, posiblemente también en otros moluscos marinos y límnicos, el cuociente peso : volumen, que corresponde a la intensidad de la calcificacion en relación al volumen.

7. Literatur

Lübbert, H., 1930: Die Seefischerei von Chile und ihre Entwicklungsmöglichkeiten. Fischerbote, Hamburg.

Schwabe, G. H., 1941: Über Mariscos und Mariscofischerei. Zschr. Fischerei u. d. Hilfswiss. **39**, 313.

— 1942: Zur Ökologie umraumfremder Quellen. Bot. Mag. Tokyo **56**, 577.

— 1949: Schizophyceen als ökologische Indikatoren und Testorganismen. Arch. Hydrobiol. **42**, 474.

Thiele, J., 1931: Handbuch der systematischen Weichtierkunde, I. Jena.

Weber, E., 1956: Grundriß der biologischen Statistik. 2. Aufl. Jena.

Wilhelm, Padre E., 1944: Voz de Arauco. Padre Las Casas, Chile.

Yañez, A. P., 1948: La exploración científica del mar chileno. I. El viaje de la corbeta italiana „Magenta". Rev. Biol. Mar. Valparaiso **1**, 132.

Dr. G. H. Schwabe
Hydrobiologische Anstalt
Plön/Holstein

Sebastian A. Gerlach
Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel

NEUE MEERES-NEMATODEN AUS DEM SUPRALITORAL DER DEUTSCHEN KÜSTEN

Von allen Gebieten der Erde ist wohl das Litoral der mitteleuropäischen Küsten zwischen Belgien und Schweden die Region, in der die Fauna freilebender mariner Nematoden am besten bekannt ist. Allein an den deutschen Küsten der Nord- und Ostsee kommen 189 verschiedene Arten im Eulitoral und im Supralitoral vor (Gerlach 1954). Um so erstaunlicher ist es, daß bei gründlicher Durchsuchung ausgewählter Lebensräume auch hier noch Arten gefunden werden können, die bisher unbekannt geblieben waren.

Einen solchen Lebensraum stellen die Salzwiesen dar, die vorwiegend vom Andelgras (*Puccinellia maritima*) gebildet werden, und die noch der mehr oder weniger häufigen Überflutung mit Meerwasser ausgesetzt sind. Sie sind der Zone des oberen Eulitorals und des Supralitorals zuzurechnen.

Ich verdanke das Material zu der vorliegenden Untersuchung Herrn Martin Bilio. Herr Bilio hat den Lebensraum der Andelwiese an den deutschen Küsten in ökologischer Hinsicht untersucht und dabei besonders die Mikrofauna berücksichtigt. Die freilebenden marinen Nematoden waren in den Proben aus dem Andelrasen und den benachbarten Gebieten mit 59 Arten vertreten:

	Halalaimus gracilis D. M.
N	*Halalaimus terrestris sp. n.*
	Enoplus brevis Bast.
N	*Syringolaimus striaticaudatus* D. M.
	Anoplostoma viviparum (Bast.)
	Viscosia viscosa (Bast.)
N	*Adoncholaimus fuscus* (Bast.)
	Adoncholaimus lepidus D. M.
O	*Odoncholaimus thalassophygas* (D. M.)
	Oncholaimus oxyuris Ditl.
	Eurystomina terricola (D. M.)
N	*Calyptronema maxweberi* (D. M.)
	Paracanthonchus caecus (Bast.)
N	*Paracyatholaimus proximus* (Btli.)
N	*Paracyatholaimus intermedius* (D. M.)
N	*Cyatholaimus punctatus* Bast.
N	*Halichoanolaimus robustus* (Bast.)
O	*Sabatieria punctata* Kreis
N	*Metachromadora remanei* Gerlach
	Chromaspirina thieryi D. Con.
	Haliplectus schulzi (D. Con.)
	Microlaimus globiceps D. M.
N	*Microlaimus citrus sp. n.*
N	*Spilophorella tenuicaudata* D. M.
	Hypodontolaimus balticus (Schn.)
N	*Hypodontolaimus ponticus* Fil.
O	*Dichromadora cephalata* (Stein.)
N	*Dichromadora geophila* (D. M.)
O	*Allgéniella tenuis* (Schn.)
O	*Allgéniella guidoschneideri* (Fil.)
	Chromadorita tentabunda (D. M.)
N	*Atrochromadora microlaima* (D. M.)
O	*Chromadora nudicapitata* Bast.
O	*Prochromadora orleji* (D. M.)
N	*Axonolaimus typicus* D. M.
O	*Axonolaimus spinosus* (Btli.)
N	*Axonolaimus paraspinosus* Stekh. & Ad.
N	*Ascolaimus elongatus* (Btli.)
	Leptolaimus papilliger D. M.
N	*Leptolaimus puccinelliae sp. n.*
N	*Antomicron pellucidum* Cobb
	Tripyloides marinus (Btli.)
	Desmolaimus zeelandicus D. M.
	Eleutherolaimus stenosoma (D. M.)
O	*Paralinhomoeus tenuicaudatus* (Btli.)
	Theristus acer Bast.

	Theristus setosus (Btll.)		*Monhystera microphthalma* d. M.
	Theristus oxycerca (d. M.)		*Diplolaimella islandica* d. Con.
N	*Theristus ensifer* Gerl.		*Sphaerolaimus gracilis* d. M.
	Theristus pertenuis Bressl. & Stekh.	O	*Sphaerolaimus balticus* Schn.
	Theristus flevensis Stekh.		*Desmoscolex minutus* Clap.
N	*Theristus spirus sp. n.*	N	*Greeffiella oxycaudata* (Greeff)
O	*Monhystera parva* Bast.		

Ein N bedeutet, daß die betreffende Art nur in Proben von der Nordseeküste, ein O, nur in Proben von der Ostseeküste aufgefunden wurde.

Eine eingehendere Behandlung der Funde bleibt der ökologischen Arbeit von Herrn Billio über die Andelwiese vorbehalten. Ich möchte hier nur auf die Formen hinweisen, die für die deutsche Fauna neu sind oder doch erstmalig im Eulitoral gefunden wurden: *Axonolaimus typicus* und *Diplolaimella islandica* sind beide erst 1955 von Schütz und Kinne im Nord-Ostsee-Kanal gefunden worden. *Haliplectus schulzi* ist wahrscheinlich weiter verbreitet, wurde jedoch bisher von mir nicht erkannt. Bei einem Teil der Fundorte für *Haliplectus bibulbosus* (Schulz) syn. *Aegialospirina bibulbosa* (s. Gerlach 1954) handelt es sich um *H. schulzi*. Daß *Antomicron pellucidum* syn. *Eutelolaimus elegans* d. M. auch an den deutschen Küsten vorkommen würde, war zu erwarten; die Form ist von der Zuiderzee bekannt. Merkwürdig dagegen ist das Vorkommen von *Desmoscolex minutus* und *Greeffiella oxycaudata* im Supralitoral. Beide sind Bewohner sublitoraler Gebiete und konnten z. B. auch in der Kieler Bucht auf sandschlickigem Boden in Tiefen über 10 m gefunden werden (Gerlach 1958). Um so überraschender ist das Auftreten in teilweise räumlich weit getrennten Gebieten des Supralitorals der deutschen Nordseeküste.

Beschreibung der neuen Arten

Halalaimus terrestris sp. n.
(Abb. 1a—c)

♂:	—	180	M	550	671 μ; a = 61; b = 3,7; c = 5,5.
	4	12	11	9	
♂:	—	170	M	545	672 μ; a = 56; b = 4; c = 5,3.
	3	12	12	9	
♀:	—	192	357	619	746 μ; a = 44; b = 3,9; c = 5,9; V = 48 %.
	3	16	17	9	

Der Körper ist sehr schlank und verjüngt sich nach beiden Enden hin pfriemenförmig. Die Cuticula ist glatt, nur bei einigen Exemplaren konnte am Hinterkörper ganz schwach auf den Seitenfeldern die Andeutung einer Querringelung erkannt werden.

Der Kopf trägt vorn eine hyaline Lippenregion, jedoch kann man keine besonderen Lippenpapillen erkennen. Die 10 Kopfborsten sind untereinander gleich lang, 2 bis 2,5 μ, etwas weniger als die Kopfbreite. Die beiden Kränze stehen mit geringem Abstand hintereinander. Die Seitenorgane sind 21 bis 23 μ lang und verhältnismäßig breit (1,5 bis 2 μ, entsprechend etwa einem Viertel der betreffenden Körperbreite). Ihr Vorderrand liegt 9 μ hinter dem Kopfende.

Die Spicula sind 14 μ lang, schwach cuticularisiert, gleichmäßig gekrümmt und distal von einem kurzen Gubernaculum begleitet. Unmittelbar vor dem After steht

eine kurze, gerade Borste. Der Schwanz ist 14 bis 15 Analbreiten lang. Er verjüngt sich nach dem ersten Drittel seiner Länge etwas plötzlicher als sonst und ist zum Ende hin schwach angeschwollen. Dicht vor der Endkeule ist er noch 1,5 μ dick.

Fundort: Andelrasen bei St. Peter, in der Meldorfer Bucht und an der Grünen Insel (Eidermündung), deutsche Nordseeküste.

Die neue Art gehört nach der Stellung der Kopfborsten in die Untergattung *Tycnodora* Fil.; sie ähnelt *H. longicaudatus* Fil., unterscheidet sich aber durch den Schwanz, der hinten wieder zu einer Endkeule anschwillt, durch die Kopfborsten, die untereinander gleich lang sind, und durch die geringe Körpergröße.

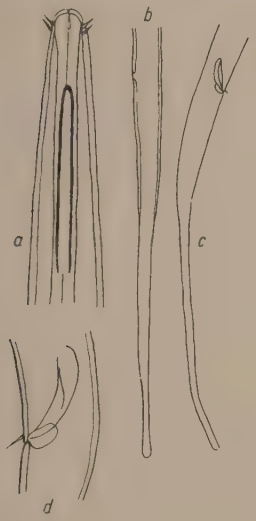


Abb. 1. *Halalaimus terrestris sp. n.* *a* Vorderkörper des ♀; *b* Schwanz des ♀; *c* Schwanz eines ♂; *d* Spicularapparat eines anderen ♂.

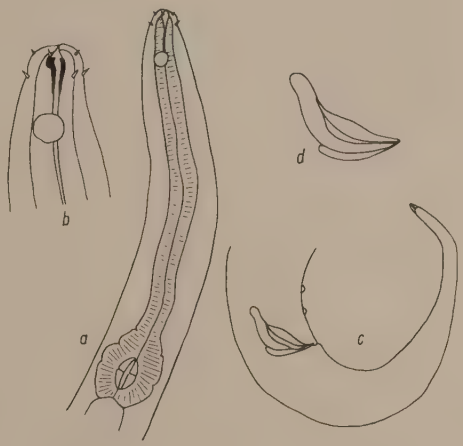


Abb. 2. *Microlaimus citrus sp. n.* *a* Vorderkörper des ♂; *b* Kopf; *c* Schwanz; *d* Spicularapparat.

Microlaimus citrus sp. n.

(Abb. 2a—d)

♂: $\frac{-\ 82\ M\ 390}{6\ 17\ 17\ 15}$ 455 μ; a = 27; b = 5,6; c = 7.

: $\frac{-\ 78\ 225\ 411}{6\ 16\ 18\ 15}$ 493 μ; a = 27; b = 6,3; c = 6; V = 46 %.

Der Körper verjüngt sich nach vorn auf ein Drittel. Die Cuticula ist geringelt, die Ringe sind jedoch nur schwach und undeutlich zu erkennen. Der Kopf ist etwas kugelig angeschwollen; er trägt vorn einen Kreis von 6 winzigen borstenförmigen Kopfpapillen und weiter hinten einen zweiten Kreis von 4 etwas größeren borstenförmigen Papillen, die den Kopfborsten entsprechen. Die Seitenorgane sind 4 μ

groß, etwa halb so groß wie die betreffende Körperbreite. Ihr Vorderrand liegt 9 μ hinter dem Vorderende des Kopfes.

Die Mundhöhle ist etwa 5,5 μ lang. Sie besitzt vorn eine kleine Erweiterung, in die ein Dorsalzahn und ein etwas kleinerer Ventralzahn hineinragen. Der Ösophagus erweitert sich hinten zu einem Bulbus, der 13 μ dick und 15 μ lang ist. Das Lumen des Ösophagus ist im Bulbus durch drei kräftige Valven ausgekleidet, die 8 μ lang sind und jeweils aus zwei Stücken sich zusammensetzen.

Die Spicula sind 15 μ lang und am Proximalende etwas erweitert; sie besitzen ein Velum. Das Gubernaculum ist schmal und etwa halb so lang wie die Spicula. Vor dem After stehen 2 ganz kleine Präanalpapillen. Der Schwanz ist beim ♂ 4,5, beim ♀ 5,5 Analbreiten lang. Die hintere Hälfte des Schwanzes beim ♀ und das hintere Drittel beim ♂ sind annähernd zylindrisch und 2,5 bis 3 μ dick.

Fundort: Andelrasen in der Meldorfer Bucht, deutsche Nordseeküste.

Die neue Art unterscheidet sich von allen bekannten Arten der Gattung durch die Kombination eines am Ende zylindrischen Schwanzes, kurzer, papillenförmiger Kopfborsten und einer kräftigen cuticularen Auskleidung des Ösophagealbulbus. In diesen Merkmalen erinnert die Art zugleich an *Aegialoalaimus tenuicaudatus* Allgén und zeigt so, daß jene Art in einem engeren verwandtschaftlichen Verhältnis zu *Microlaimus* steht. Übrigens scheinen die Seitenorgane von *Microlaimus citrus sp. n.* auch keine hintere Unterbrechung aufzuweisen.

Leptolaimus puccinelliae sp. n.
(Abb. 3a—e)

♂:	—	98	M	353	? (Schwanz abgebrochen).
	3	14	16	12	
♀:	—	90	?	367	505 μ; a = 28; b = 5,6; c = 3,6.
	3	14	18	10	

Der Körper ist schlank, er verjüngt sich nach beiden Enden hin stark. Die Cuticula ist kräftig mit 1,5 μ breiten Ringen geringelt, die auf den Seitenfeldern unterbrochen sind. Die Seitenfelder sind etwa 3,5 μ breit; sie beginnen hinter den Seitenorganen und reichen bis zum Ende des ersten Schwanzdrittels.

Der Kopfring ist breiter als die folgenden Körperringe; er trägt vier kurze, spitz kegelförmige Kopfpapillen. Die Seitenorgane sind beim ♀ 3 μ groß (etwas weniger als die halbe entsprechende Körperbreite), im Umriß kreisförmig, aber hinten mit deutlicher Unterbrechung. Beim ♂ sind sie länglich oval, 4,5 μ lang und 3,5 μ breit, hinten mit einem Fortsatz, der sich auf die Seitenfelder verlängert. Die Seitenorgane liegen 14 μ vom Vorderende des Kopfes entfernt.

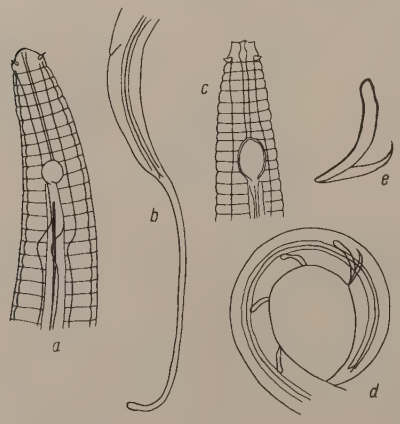


Abb. 3. *Leptolaimus puccinelliae sp. n.* *a* Vorderkörper des ♀; *b* Schwanz des ♀; *c* Kopf des ♂; *d* Hinterkörper des ♂; *e* Spicularapparat.

Eine Mundhöhle ist nur sehr schwach entwickelt. Es scheint sich dabei um eine 18 μ lange enge Röhre zu handeln, die sich vorn schwach erweitert. An ihrem Hinterende ist der Ösophagus ganz schwach erweitert. Ein Endbulbus fehlt.

Die Vulva beim ♀ wurde nicht erkannt, es wurde jedoch ein Ei gesehen, welches 42 μ lang und 15 μ dick war. Die Spicula sind 15 μ lang, einfach gebaut; sie werden von einem 12 μ langen Gubernaculum begleitet. Vor dem After stehen drei 9 μ lange Röhrenorgane. Der Schwanz ist beim ♀ 14 Analbreiten lang. Im ersten Drittel seiner Länge verjüngt er sich, dann verläuft er zylindrisch bis zum etwas angeschwollenen Ende. Der zylindrische Abschnitt des Schwanzes ist 2 μ dick.

Fundort: Andelrasen in der Meldorfer Bucht, deutsche Nordseeküste.

Die neue Art ist leicht an dem verlängerten Schwanz kenntlich.

Theristus spirus sp. n.

(Abb. 4a—c)

$$\sigma\text{:}\quad \frac{-\quad 116\quad M\quad 450}{6\quad 11\quad 11\quad 9}\quad 615\,\mu;\ a = 56;\ b = 5{,}3;\ c = 3{,}7.$$

Der sehr schlanke, dünne Körper verjüngt sich nach vorn auf die Hälfte. Die Cuticula ist relativ grob geringelt und trägt kurze, kräftige Körperborsten.

Am Kopf ist eine hohe Lippenregion abgesetzt, auf der 6 spitze Kegelpapillen stehen. Von den 10 Kopfborsten sind die längeren 5,5 μ lang, fast so lang wie die Kopfbreite. Die Seitenorgane sind 3,3 μ groß (40 % der entsprechenden Körperbreite). Sie liegen 17 μ, fast drei Kopfbreiten, vom Vorderende entfernt.

Die Spicula sind 12 μ lange knieförmig gekrümmte Stäbe mit schwacher proximaler Erweiterung. Ein akzessorisches Stück scheint zu fehlen. Der Schwanz ist 18 Analbreiten lang; er verjüngt sich ganz allmählich, Endborsten wurden nicht gesehen. Fundort: Andelrasen in der Meldorfer Bucht, deutsche Nordseeküste.

Die neue Art wird durch die einfach gebauten Spicula, das Fehlen akzessorischer Stücke und durch den langen Schwanz gekennzeichnet.

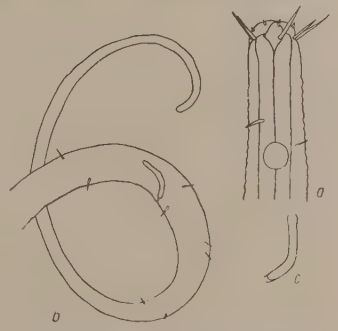


Abb. 4. *Theristus spirus sp. n.* *a* Kopf; *b* Hinterkörper; *c* Spicularapparat.

Literatur

Gerlach, S. A., 1954: Die freilebenden Nematoden der schleswig-holsteinischen Küsten. Schr. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein **27**, 44—69.

— 1958: Die Nematodenfauna der sublitoralen Region in der Kieler Bucht. Kieler Meeresforsch. **14**, 64—90.

Schütz, L., u. Kinne, O., 1955: Über die Mikro- und Makrofauna der Holzpfähle des Nord-Ostsee-Kanals und der Kieler Förde. Kieler Meeresforsch. **11**, 110—135.

Dozent Dr. Sebastian A. Gerlach
Zoologisches Institut
Kiel, Hegewischstraße 3

Buchbesprechungen

Deutsche Antarktische Expedition 1938/39. Wissenschaftliche Ergebnisse. 2. Bd., Lief. 1—3. Mit 20 Taf., 14 Textabb., 4 Tabellen, 4 Leitprofilen, 1 Übersichtskarte, 1 Karte der Echolotungen im Gebiet der Bouvet-Insel, 1 Atlas der Hydrographie des atlantisch-antarktischen Seeraumes, 1 Fangprotokoll. Hamburg: Geographisch-Kartographische Anstalt „Mundus", G. Striedieck, 1958. 277 S. DM 14,—, 45,—, 79,—.

Der erste Band vom Bericht dieser deutschen Expedition ist 1942 veröffentlicht worden; er enthielt die Ergebnisse der Luftbildauswertung. Die Übersichtskarte des Arbeitsgebietes ist jetzt (Lief. 1) neu bearbeitet worden (H. P. Kosack), wobei die Ergebnisse der Norwegisch-Britisch-Schwedischen Antarktis-Expedition auf „Norsel" 1949/52 berücksichtigt wurden. H. Regula behandelt die Ergebnisse der meteorologischen Messungen; die Bildung der eisfreien Seen auf dem antarktischen Kontinent wird durch Sonnenstrahlung erklärt. Die 2. Lief. behandelt die Lotungen (A. Schumacher), wobei die Profile in Maßstab und Höhe denen der „Meteor"-Expedition angeglichen wurden. Hervorzuheben ist das unruhige Bodenrelief im Gebiet der Bouvet-Insel, wo Täler von über 4500 m Tiefe und Erhebungen von teilweise weniger als 1000 m Tiefe eng benachbart sind; die „Groll-Kuppe" wird als „Seamount" oder „Guyot" gedeutet. F. Model bespricht die regionale Ozeanographie der Weddelsee: horizontale Zonierung von Oberflächen-, Tiefen- und Bodenwasser. Dieses Gebiet ist auf Grund der Eisabschmelzvorgänge das Ursprungsgebiet des kalten Bodenwassers. Die 3. Lief. behandelt die biologischen Arbeiten, die vornehmlich im Dienste der Walforschung standen und in erster Linie qualitative und quantitative Planktonuntersuchungen betrafen. Dieses Material hat im Kriege durch Konservierung und Erschütterungen erheblich gelitten (die erbeuteten größeren Tiere sind fast sämtlich vernichtet worden). Fr. Hustedt behandelt ausführlich die Diatomeen, vor allem aus dem Südatlantik und dem atlantischen Gebiet der Antarktis, wobei er Darminhaltsuntersuchungen von Salpen einschließt; es werden aus 32 Gattungen 109 Arten (+ 6 Varianten) aufgeführt, von denen 20 n. sp. sind. *Fragilaropsis*- und einige *Nitzschia*-Arten stellen besonders die den Aspekt bestimmenden Massenformen und bilden auch die wesentlichste Nahrungsquelle der Tiere, wobei die langborstigen Diatomeen von *Euphausia* gemieden werden, aber häufig in den Salpen vorkommen. 60% der Kieselalgen bewohnen ausschließlich südliche Meere. In einem Nachwort weist Hustedt auf die durch die verspätete Drucklegung eingetretene Überkreuzung mit der 1957 erschienenen Arbeit von E. Manguin hin (Premier inventaire des Diatomées de la Terre Adélie Antarctique. Espèces nouvelles, Rev. Algol.), durch welche die Überprüfung einiger spec. nov. auf die mögliche Identität erforderlich wird. – Die weiteren Beiträge (O. Stadel) betreffen 37 Decapodenlarven, 3 Salpenarten (1100 Exemplare; *Ihlea magalhanica* ist an kaltes, *Pegea confoederata* an warmes Wasser gebunden, *Salpa fusiformis* f. *aspera* ist dagegen eurytherm) und die allerdings spärliche Chaetognathenausbeute: *Eukrohnia hamata* war weitaus am häufigsten in den Fängen, ferner *Sagitta gazellae* und *S. marri* (= *S. maxima?*); es werden einige Verbreitungs- und Tiefenangaben gemacht, in *E. hamata* wurde ein parasitäres Ciliat gefunden (wahrscheinlich *Metaphrya sagittae*). Kürzere Beiträge behandeln die spärlichen Polychaeten, die antarktischen Fische und Fischlarven aus den Planktonfängen und die Wale, Robben und Vögel (W. Villwock, S. Krefft, K. Schubert). H. Caspers

Perspectives in Marine Biology. Edited by A. A. Buzzati-Traverso. Berkeley and Los Angeles: University of California Press 1958. 621 S. $ 10, —.

Dieser Sammelband – sein geringer Preis sei besonders hervorgehoben – fußt auf dem vom 25. März bis 2. April am Scripps Institution of Oceanography in La Jolla, University of California, gehaltenen Symposium, das unter Unterstützung der Intern. Union of Biological Sciences, des Office of Naval Research und der Rockefeller Foundation eine bedeutende Zahl von Biologen der verschiedensten Nationen vereinte. Der sympathische Anlaß zu diesem schönen Symposium

war der Wunsch, einen Überblick über die zur Zeit aktuellen — oder aktuell werdenden — Fragen der marinen Biologie zu bekommen und danach auch die weitere Arbeit der biologischen Abteilungen des Scripps-Institution einzurichten. "We felt confidet that the time was ripe for a broad, frontal attack on the problems of marine biology thanks to our greater familiarity with the sea, to the development of new tools and theoretical approaches, and to the deeper insight into general biological problems obtained by biochemists, biophysicists, geneticists, and microbiologists. The symposium was held, therefore, in order to permit a discussion focused on possible forthcoming fields of development in marine biology rather than on a survey of past accomplishments." Alle Teilnehmer wissen den Veranstaltern wärmsten Dank! — Der Band enthält die Vorträge und ihre Diskussion (13 über Ökologie, 12 über Physiologie und Biochemie, 4 über Verhaltensforschung und 12 über Genetik und Evolution) und gibt so einen ausgezeichneten Überblick. Der Herausgeber bringt zum Abschluß eine Zusammenfassung der — auch in den „idea groups" — erarbeiteten „Perspectives". Die „Marine Ökologie" umfaßt das Studium der im Meer lebenden Organismen; allgemeine Probleme der Biologie sind darin enthalten. Es sollte jedoch nicht übersehen werden, daß hier — mehr als im terrestrischen Gebiet — synökologische Gesichtspunkte des Lebensraumes im Vordergrund zu stehen haben; erst das gibt — nach Auffassung des Referenten — die Berechtigung, von „mariner Biologie" zu sprechen, im Gegensatz zu z. B. genetischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an marinen Organismen, so wertvoll diese natürlich ihrerseits wieder für das Verständlis der ozeanischen Verhältnisse sind. Letztlich dürfte es auf die Fragestellung ankommen: ob zur Lösung allgemein biologischer Fragen eben auch marine Formen bearbeitet werden, oder ob solche Untersuchungen zur kausalen Klärung mariner Lebensverhältnisse und zum Verständnis ozeanischer Zusammenhänge angestellt werden.

H. Caspers

Papers in Marine Biology and Oceanography, to honour Henry Bryant Bigelow. Editor Dr. Mary Sears. Suppl. zu Vol. 3 Deep-See Research. Mit 126 Abb., 30 Photos. London und New York: Pergamon Press 1955. 498 S. Gr. 8°. Ganzln. $ 10,50.

Dieser von früheren Studenten, Mitarbeitern und Kollegen gewidmete Sammelband wurde anläßlich des 25jährigen Bestehens der Woods Hole Oceanographic Institution 1955 herausgegeben. Der Band enthält 48 Beiträge und eine Bibliographie der umfangreichen ozeanographischen, planktologischen, faunistischen und fischereibiologischen Arbeiten 1902—1955 von H. B. Bigelow.

M. Graham: Effect of trawling on animals of the sea bed.

A. C. Hardy: A further example of the patchiness of plankton distribution.

H. A. Plunkett & N. W. Rakestraw: Dissolved organic matter in the sea.

S. A. Waksman: Marine bacteria.

Th. G. Thompson & T. J. Chow: The strontium-calcium atom ratio in carbonate-secreting marine organismus.

J. Brouardel & L. Fage: Variation, en mer, de la teneur en oxygène dissous au proche voisinage des sédiments.

P. G. Jenkins: Seasonal changes in the phytoplankton as indicated by spectrophotometric chlorophyll estimations 1952—53.

H. B. Hachey: Water replacements and their significance to a fishery.

D. & M. Merriman: Sir C. Wyville Thomsons correspondence on the "Challenger"fishes.

D. F. Bumpus & L. Pierce: Hydrography and the distribution of chaetognaths over the continental shelf of North Carolina.

S. M. Marshall & A. P. Orr: Experimental feeding of the copepod *Calanus finmarchicus* (Gunner) on phytoplankton cultures labelled with radioactive carbon (14C).

A. C. Redfield: The hydrography of the Gulf of Venezuela.

H. Boschma: The specific characters of the coral *Stylaster roseus*.

C. E. Lucas: External metabolites in the sea.

P. L. Kramp: A revision of Ernst Haeckels determinations of a collection of Medusae belonging to the Zoological Museum of Copenhagen.

J. N. Carruthers: Some very simple devices for various oceanographical uses.
J. E. G. Raymont: The fauna of an inter-tidal mud flat.
F. L. Parker: Distribution of planktonic foraminifera in some Mediterranean sediments.
L. H. N. Cooper: Hypotheses connecting fluctuations in arctic climate with biological productivity of the English Channel.
G. A. Riley: Review of the oceanography of Long Island Sound.
A. K. Totton: Development and metamorphossis of the larva of *Agalma elegans* (Sars) (*Siphonophora Physonectae*).
Ch. J. Fish: Observations on the biology of *Microsetella norvegica*.
R. S. Wimpenny: The production of *Liza ramada* (Risso) in Lake Mariut, Egypt.
J. T. Ruud: The mortality rates of Antarctic fin whale stocks.
A. Sh. Romer: Fish origins — fresh or salt water?
E. Steeman Nielsen: The production of antibiotics by plankton algae and its effect upon bacterial activities in the sea.
J. H. Welsh: On the nature and action of coelenterate toxins.
H. C. Stetson: Patterns of deposition at the continental margin.
R. D. Turner: Scaphopods of the "Atlantis"dredgings in the Western Atlantic with a catalogue of the Scaphopod types in the Museums of Comparative Zoology.
A. G. Huntsman: Effect of freshets on Passamoquoddy plankton.
R. B. Montgomery: Characteristics of surface water at Weather Ship J.
H. Pettersson: Manganese nodules and oceanic radium.
B. H. Ketchum & D. J. Keen: The accumulation of river water over the continental shelf between Cape Cod and Chesapeake Bay.
W. C. Schroeder: Report on the results of exploratory otter-trawling along the continental shelf and slope between Novia Scotia and Virginia during the summers of 1952 and 1953.
G. Wüst: Stromgeschwindigkeiten im Tiefen- und Bodenwasser des Atlantischen Ozeans auf Grund dynamischer Berechnung der Meteor-Profile der Deutschen Atlantischen Expedition 1925/27.
WM. C. Herrington: U.S. Participation in conservation of international fishery resources.
D. R. Griffin: Hearing and acoustic orientation in marine animals.
A. Fr. Bruun & A. Kilerich: Characteristics of the water-masses of the Philippine, Kermadec and Tonga Trenches.
T. H. Waterman: Polarization of scattered sunlight in deep water.
W. Hansen: Elevation of sea level caused by wind in a rectangular channel.
Å. Vedel Tåning: On the breeding areas of the swordfish (*Xiphias*).
W. T. Edmonson: Factors effecting productivity in fertilized salt water.
A. Defant: Die Ausbreitung des Mittelmeerwassers im Nordatlantischen Ozean.
L. A. Walford: New directions in fishery research.
C. O'D. Iselin: Coastal currents and the fisheries.
J. B. Tait: Long-term trends and changes in the hydrography of the Faroe-Shetland Channel region.
T. Braarud: Electron microscopy in oceanographic research.

H. Caspers

T. T. Macan & E. B. Worthington: Life in Lakes and Rivers. London: "The new naturalist", Collins 1951. 272 S. 21 s.

Diese Publikationsreihe ist — bei voller Wahrung der wissenschaftlichen Genauigkeit, mit sorgfältigem Index und Literaturzusammenstellung — für einen aufnahmebereiten weiten Leserkreis bestimmt, der nicht nur unterhalten, sondern belehrt werden will und auch Temperaturkurven und Tabellen „schluckt". "The Editors believe that the natural pride of the British public in the native fauna and flora, to which must be added concern for their conservation, is best fostered by maintaining a high standard of accuracy combined with clarity of exposition in presenting the results of modern scientific research." Es ist darin eine Hochachtung gegenüber

dem Leser zu sehen, wie sie vielen anderen „populären" Büchern fehlt, deren falsch aufgefaßter Journalismus zu Dummheiten und falschen Angaben führt, zumal diese Berufsschreiber meinen, nur sie könnten die Dinge — im Gegensatz zu den Fachwissenschaftlern — „interessant" darstellen; das deutschsprachige Schrifttum bietet da leider Musterbeispiele.

Es spricht für die Konzeption der Herausgeber, daß sie als Band dieser Reihe auch ein Buch über den Wasserlebensraum gewählt haben und dafür zwei Fachleute gewinnen konnten, die ein profundes Wissen mit einer klaren Sprache verbinden. Das Buch ist reich mit — schwarzweißen und farbigen — Bildern ausgestattet. Es wird ein „typischer See" (Windermere) in seiner physikalischen und chemischen Situation vorgeführt, wobei auch die Apparate für die Seen-, untersuchung geschildert werden, weiter die verschiedenen Seenarten und ihre Geschichte, Randbiotope, dann die Flüsse (Tees, Avon, Itchen, Lark) als ein Mosaik kleiner Habitats. Es schließen sich Kapitel über Tiere und Pflanzen in ihrer Beziehung zur Umwelt, Nahrung und Produktivität, Tierwanderungen, Fische und Fischkultur an. Wasserverunreinigung und Wasserreinigung werden als soziales Problem gesehen. "At the risk of sounding like a Royal Commission we conclude by advocating a national water authority." H. Caspers

Berrill, N. J.: Atlantische Wunderwelt. Mit 38 Abb. München: Biederstein-Verlag 1953. 268 S. DM 12,80.

Carson, Rachel: Am Saum der Gezeiten. Mit 117 Abb. München: Biederstein-Verlag 1957. 272 S. DM 16,80.

Diese beiden aus dem Amerikanischen übersetzten, im Biederstein-Verlag München erschienenen Bücher wenden sich an einen weiten Leserkreis, und zweifellos dürfte die erzählende, persönliche Art viele ansprechen; diese Bücher bieten also eine Einführung in die marine Biologie, wobei der deutsche Leser allerdings zu berücksichtigen hat, daß die meisten behandelten Arten vom amerikanischen Küstenraum gewählt sind. Die deutschen Texte sind flüssig; nur sollte man vorsichtig sein bei der Übersetzung amerikanischer Pflanzen- und Tiernamen. Ein Vergleich der beiden Bücher spricht für die „Atlantische Wunderwelt", zumal hier die Abbildungen — zum Teil farbig — eine gute Vorstellung geben. Die an sich qualitätsvollen Zeichnungen im Buch von Carson dürften dagegen dem Anfänger Schwierigkeiten machen, vor allem in der Größenvorstellung; dafür ist in diesem Buch ein systematischer Anhang nützlich — ob allerdings nur „denen zu Gefallen, die gerne ihre Funde säuberlich in wohlgeordnete Systeme einschachteln" (wie es im Vorwort heißt), bleibe sehr dahingestellt. — Eine Besprechung solcher populärer Bücher ist stets eine schwierige Aufgabe: man wünscht ihnen eine weite Verbreitung, da sie die Liebe zur Lebewelt des Wassers wecken und erweitern können, zum anderen ist eine gewisse Zwitternatur in der Popularisierung wissenschaftlicher Ergebnisse nicht zu vermeiden — und nicht alle haben die prächtig souveräne Art wie John Steinbeck im „Logbuch des Lebens".

H. Caspers

Hinweise für die Autoren der Zeitschrift

1. Manuskripte werden erbeten an einen der Herausgeber:
   Prof. Dr. Hubert Caspers, Zoologisches Staatsinstitut, Hamburg 13, Bornplatz 5,
   Prof. Dr. Fritz Gessner, Botanisches Institut, München 19, Menzinger Straße 67,
   Prof. Dr. Arno Wetzel, Zoologisches Institut, Leipzig C 1, Talstraße 33,
   oder an den VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin W 8, Niederwallstraße 39.
2. Herausgeber und Verlag bitten darum, daß die Manuskripte völlig druckfertig, in guter Verpackung und per Einschreiben geschickt werden. Die Manuskripte sollen in einer der Kongreßsprachen abgefaßt und zweizeilig mit Schreibmaschine geschrieben sein. Am Schluß der Arbeit soll die vollständige Adresse des Autors angeführt werden. Das Institut, aus dem die Arbeit stammt, wird auf Wunsch am Kopf der Arbeit vermerkt. Wegen der besseren Orientierungsmöglichkeit für den Leser wird gebeten, vor dem eigentlichen Text jeder Arbeit ihre Gliederung anzuführen.
3. Die Abbildungen dürfen nicht aufgeklebt werden. Sie sollen auf der Rückseite numeriert sein. Der gewünschte Verkleinerungsmaßstab kann angegeben werden. Die Abbildungsunterschriften bitte auf einem gesonderten Blatt der Reihe nach aufführen, dabei die in den Abbildungen verwendeten Abkürzungen auch dort, nicht nur im Text erklären.
4. Gut reproduzierbare Zeichnungen und Photographien beschleunigen die Drucklegung. Hinweislinien und Erklärungen in den Zeichnungen aber bitte immer nur mit Bleistift angeben. Die Reinschrift besorgt der Verlag.
5. Literaturangaben werden im Text durch den Namen des Autors sowie die Jahreszahl der Veröffentlichung gekennzeichnet (mehrere Veröffentlichungen im Jahr zusätzlich mit a, b, c usw.). Am Schluß der Arbeit folgt ein alphabetisch geordnetes Literaturverzeichnis in folgender Form: Name des Autors, Vorname (abgekürzt), Jahreszahl: vollständiger Titel der Arbeit. Abgekürzter Name der Zeitschrift (bzw. Erscheinungsort) Band, Seitenzahl.
6. Autorennamen werden in Kapitälchen gesetzt, im Manuskript einfach unterstrichen.
   Lateinische Pflanzen- und Tiernamen werden kursiv gesetzt, im Manuskript gewellt unterstrichen.
   Hervorzuhebende Stellen erscheinen im Druck gesperrt, im Manuskript werden sie durch Strichelung gekennzeichnet.
   Kleindruck (in erster Linie für Literaturbesprechung, Methodisches usw. verwendet) wird am Rande des Manuskriptes durch senkrechten Strich gekennzeichnet.
7. Der Autor erhält sowohl zwei Fahnen- als auch zwei Umbruchabzüge. Er wird gebeten, jeweils umgehend ein korrigiertes Fahnenexemplar an den für das betreffende Heft zuständigen Herausgeber bzw. ein Umbruchexemplar an den Verlag zurückzuschicken.

F. Gessner

Hydrobotanik

Die physikalischen Grundlagen der Pflanzenverbreitung im Wasser

Im September erscheint:

Band II: Stoffhaushalt

Hochschulbücher für Biologie Bd. 8, etwa 690 Seiten, 349 Abb., 8 Tafeln, viele Tab., Gr. 8°. Leinen, etwa DM 60,—

Aus dem Inhalt:

Der Wasserhaushalt der Hydrophyten — Der Sauerstoff als ökologischer Faktor im Wasser — Das Kohlensäure-Calcium-System im Süßwasser — Die salzreichen Gewässer der Erde — Die Beziehungen zwischen dem Carbonathaushalt und dem Salzgehalt der Gewässer — Die quantitative Entfaltung der Pflanzen im Wasser — Die Primärproduktion im Wasser — Literaturverzeichnis

Aus den Urteilen über **Band I: Energiehaushalt**

Hochschulbücher für Biologie Bd. 3, 1955. 517 Seiten, 299 Abbildungen, Gr. 8°, Leinen, DM 44,30

„...Es muß Gessner als hohes Verdienst angerechnet werden, daß er Problematik und Ergebnisse dieses Teilgebietes der allgemeinen Hydrobiologie in einem auf drei Bände angelegten Werk als Hydrobotanik vorzulegen beginnt. Es ist eine Ökologie auf physiologischer Grundlage, nach dem Vorbild der klassischen Werke über die Landpflanzen, und es muß als erfreulich vermerkt werden, daß sich der Autor angesichts der heute einen breiten Raum einnehmenden biochemischen und physikalischen Analyse physiologischer Probleme vorbehaltlos zur ökologischen Fragestellung als einer im weiteren Sinne ursprünglicheren wissenschaftlichen Naturbetrachtung und Naturforschung bekennt ..."

O. Härtel, Graz
Protoplasma, Heft 3-4/56

Bestellungen beim Buchhandel erbeten

VEB DEUTSCHER VERLAG DER WISSENSCHAFTEN · BERLIN